D 3835

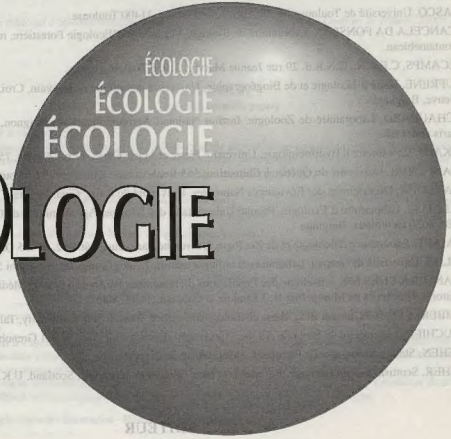
Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 3
Septembre 1994

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

20 FEV. 1995

Pl 3835

Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 3
Septembre 1994



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041566 0

ÉCOLOGIE
REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, Université de Toulouse III, 39 Allée Jules Guesde, 31400 Toulouse.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chitoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - Reconnue d'Utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Ecologie, t. 25 (3) 1994 : 147-155

HISTOIRE ET ÉCOLOGIE VÉGÉTALE : LES ORIGINES DU CONCEPT DE SUCCESSION*

Jean-Marc DROUIN

Muséum National d'Histoire Naturelle, Grande Galerie de l'Évolution, 36 rue Geoffroy St. Hilaire, 75005 Paris.

SUMMARY
(original scientific paper)

THE EMERGENCE OF THE SUCCESSION CONCEPT.

The purpose of this paper is to trace some episodes in the history of the succession concept and to analyse the corresponding view of time. Although it is taken from agriculture, the natural rotation of forest trees as described by DUREAU DE LA MALLE, LECOQ OR THOREAU, can be considered as the first sketch of an ecological view of time process. A new conception accorded with the physics of the end of the XIXth century is to be searched in the plant ecology of the early 1900.

The recent developements of ecological theory emphasizing the stochastic and impredictable character of the vegetational change, makes the interdisciplinary work between history and ecology harder but more usefull than ever.

KEY WORDS : Plant ecology - Succession - History and philosophy of science.

RÉSUMÉ
(article original)

La présente contribution vise à apporter quelques matériaux sur l'histoire du concept de « succession végétale » et sur les conceptions du temps correspondantes.

Bien qu'il soit emprunté à l'agriculture le modèle de l'alternance, appliqué à la forêt par des auteurs comme DUREAU DE LA MALLE, LECOQ OU THOREAU, peut être considéré comme la première ébauche d'une conception écologique du temps. Une nouvelle conception du temps proche de l'idée de croissance organique doit être cherchée dans l'écologie dynamique du début du XXe siècle.

Les développements récents de la théorie écologique et l'accent mis sur le caractère imprédictible de l'évolution de la couverture végétale, rendent à la fois plus difficile et plus nécessaire que jamais la collaboration entre l'histoire et l'écologie.

MOTS CLÉS : Écologie végétale - Succession - Histoire - Epistémologie.

Se renouvelant au rythme des saisons, la végétation change aussi d'année en année dans sa physionomie comme dans sa composition, et ce changement a constitué depuis ses origines, un des thèmes favoris de l'écologie végétale. Il y a là apparemment le lieu possible d'une convergence avec l'histoire. « *Pour l'historien*, écrit Fernand BRAUDEL (1969, p. 76-77), *tout commence, tout finit par le temps* ». Mais si tout phénomène historique s'inscrit dans le temps la réciproque n'est pas nécessairement vraie. Pour qu'une discipline intègre la dimension historique il ne suffit pas qu'elle s'attache à l'étude d'un processus temporel, il faut aussi que sa conception du temps soit compatible avec celle que met en oeuvre l'historien. Dans un texte qui fait figure de classique pour les historiens, BRAUDEL (1969, p. 11-13) proposait de distinguer « *dans le temps de l'histoire* » trois temps superposés : « *un temps géographique* », « *un temps social* », « *un temps individuel* ». Le temps individuel est celui de l'histoire événementielle, une histoire brûlante et trépidante au rythme de nos vies. Le temps social est celui des groupes et de leurs évolutions dans la moyenne durée. Quant au temps géographique c'est « *celui d'une histoire*

*Manuscrit reçu le 17 mai 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 14 octobre 1994.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

quasi immobile ; celle de l'homme dans ses rapports avec le milieu qui l'entoure ; une histoire lente à couler et à se transformer faite bien souvent de retours insistants, de cycles sans fin recommencés ». Dans cette conception, les événements se jouent à la surface d'une histoire sociale plus lente et plus profonde qui elle-même s'inscrit sur la toile de fond d'une histoire de longue durée. Peut-on intégrer l'étude du changement de la végétation dans le « *temps géographique* » dont parle BRAUDEL dans ce texte, alors qu'on retrouve dans l'étude de la végétation à la fois des phénomènes cycliques et des évolutions irréversibles, des changements imperceptibles et des événements décisifs ? C'est une question dont une collaboration entre histoire et écologie ne peut faire l'économie et à laquelle l'histoire des sciences peut apporter un élément de réponse en rappelant sur quel mode a été successivement conçu le changement de la végétation. Dans cette perspective la présente contribution vise à apporter quelques matériaux sur les origines du concept de « succession végétale ».

L'histoire des sciences a longtemps négligé l'écologie. Cette lacune est en passe d'être comblée, et la recherche dans ce domaine s'est largement développée. Cependant la plupart des travaux portent sur l'écologie en général et on pourrait fort bien contester qu'il soit possible d'isoler l'étude de la végétation à l'intérieur d'une discipline qui se définit précisément par l'étude des interrelations entre les différentes espèces vivantes, plantes, animaux et micro-organismes. L'écologie végétale et l'écologie animale ne sont en un sens que les deux branches d'une même science.

Pourtant, cette démarche peut s'autoriser du décalage chronologique entre la constitution de ces deux branches. Ce sont en effet des botanistes qui, au milieu des années 1890, ont commencé à utiliser le néologisme « écologie », créé une trentaine d'années auparavant par le naturaliste allemand Ernst HAECKEL, pour définir « *la science de l'économie, des habitudes, du mode de vie, des rapports vitaux des organismes* »[1]. Les zoologistes ont suivi le mouvement comme l'atteste Charles ELTON lui-même. En 1927, en présentant le manuel qui a précisément permis à l'écologie animale de faire jeu égal avec l'écologie végétale, il écrit :

« *Scientific ecology was first started some thirty years ago by botanists, [...] Animal ecologists have followed the lead of plant ecologists and copied most of their methods, without inventing many new ones of their own. It is one of the objects of this book to show that zoologists require quite special methods of their own in order to cope properly with the problems which face them in animal ecology.* » (p. 3)

Bientôt centenaire, l'écologie végétale n'est pas née un beau jour d'un acte fondateur. L'ouvrage fondamental du botaniste danois, Eugene WARMING, publié en 1895 et traduit en anglais en 1909 sous le titre *Œcology of Plants*, et qui définit les objectifs de la nouvelle discipline, contient dans son abondante bibliographie de nombreuses références à des travaux antérieurs sur la végétation. Or ces travaux, aux yeux de leurs auteurs, relevaient simplement de la géographie botanique et c'est aux origines de cette science qu'il faut chercher la première en date des articulations entre le temps des hommes et celui de la végétation, plus précisément dans l'œuvre de HUMBOLDT.

LA GÉOGRAPHIE DES PLANTES, ENTRE GÉOLOGIE ET HISTOIRE

C'est en 1805, quelques mois après être rentré de son grand périple américain, qu'Alexandre de HUMBOLDT, physicien, géographe autant que naturaliste, lit à l'Institut un *Essai sur la géographie des plantes* publié ensuite en 1807. Dans ce texte, dont l'édition allemande est dédiée à GOETHE, il invite les botanistes à considérer les végétaux dans leurs rapports avec les facteurs physiques liés à l'altitude et la latitude mais aussi dans l'aspect que leur « *physionomie* » donne au paysage. La géographie des plantes doit en particulier s'efforcer de comprendre « *le grand problème de la migration des végétaux* » (p. 22). Pour cela elle interroge les fossiles, « *se lie à la géologie* » et répand « *du jour sur l'histoire primitive du globe* » (p. 24). Souvent cependant, la répartition géographique d'une plante s'explique par l'activité de « *l'homme inquiet et laborieux [qui] en parcourant les diverses parties du monde a forcé un certain nombre de végétaux d'habiter tous les climats et toutes les hauteurs* » (p. 27). Et ainsi l'histoire des plantes cultivées relie « *la géographie des plantes à l'histoire politique et morale de l'homme* » (p. 30).

L'*Essai* de HUMBOLDT apparaît dans toute sa nouveauté lorsqu'on le compare avec les textes que LINNÉ, un demi-siècle plus tôt, a consacré, à ce qu'il appelait « *l'économie de la nature* ». Ces textes se trouvent dans le recueil des « Amoenitates academicae ». Sous ce titre, qu'on pourrait traduire librement par « Discours académiques », ont été rassemblées des dissertations signées généralement par les élèves de LINNÉ mais toujours inspirées par lui[2]. En effet, conformément à l'usage des universités suédoises de l'époque, les postulants au titre de docteur devaient soutenir une dissertation plus ou moins rédigée en fait par le président de soutenance.

Cinq d'entre elles, consacrées à une théorie globale de l'équilibre de la nature, ont été réunies et présentées en 1972 par Camille LIMOGES. L'*économie de la nature*, y est définie comme « *la très sage disposition des êtres naturels, instituée par le Souverain créateur, selon laquelle ceux-ci tendent à des fins communes et ont des fonctions*

réciproques » [3]. Dans tous ces textes, la nature est organisée comme un État. Ordre social et ordre naturel se répondent au point que dans la dissertation intitulée « La Police de la nature », signée de WILCKE et datée de 1760, les mousses sont comparées aux pauvres des campagnes, les herbes aux agriculteurs, les plantes à fleurs décoratives aux nobles et les arbres aux grands de ce monde [4]. D'une certaine façon LINNÉ mêle constamment les choses de la nature et la société des hommes, mais c'est parce que ni l'une ni l'autre n'ont d'autre histoire que d'être le maintien d'un ordre initial à travers la guerre de tous contre tous. Chez LINNÉ le lien entre la nature et l'histoire est celui de l'ordre providentiel ou de l'implacable nécessité, chez HUMBOLDT il est celui de l'influence historique avec ce qu'elle implique de jeu et d'aléas.

La rupture n'est pas ici seulement affaire d'individus mais d'époque. Avec moins d'éloquence mais plus de précision qu'HUMBOLDT, Augustin-Pyramus de CANDOLLE, en 1820, met lui aussi en rapport « *la distribution des végétaux sur le globe* » avec la géologie et l'histoire.

« [...] *l'homme joue un rôle si important et si actif sur le globe, qu'il en modifie continuellement la surface, et que son action, soit volontaire, soit involontaire, se fait sentir sur la plupart des corps de la nature. Il s'est répandu dans le monde entier, et a transporté partout avec lui les végétaux qu'il cultive pour ses besoins.* » (p. 408).

Il trace ensuite, à l'aide de quelques exemples, les linéaments d'un programme de recherche sur l'histoire des plantes cultivées dont on sait quelle réalisation lui a donnée plus tard son propre fils, Alphonse de CANDOLLE, et quels développements il a connus au XXe siècle [5]. Toutefois, pour Augustin-Pyramus de CANDOLLE, les migrations historiques qu'il évoque ici ne font que cacher la « *vraie patrie* » des plantes. Pour expliquer la localisation initiale d'une espèce il faut quitter le temps historique et se référer soit aux causes présentes (humidité, température, etc.) qui expliquent dans quelle « *station* » - nous dirions « milieu » ou « biotope » - elle se plaît, soit aux causes géologiques passées - encore largement inconnues - qui déterminent au moins en partie la présence de telle plante dans telle ou telle région.

En définitive, le temps de cette géographie des plantes ne lui est jamais propre. C'est le temps court des rythmes physiologiques sur lesquels agissent les causes actuelles, et on sait par exemple l'importance que de CANDOLLE attachait à ses expériences de jeunesse sur « *le sommeil des plantes* ». C'est aussi la longue durée des temps géologiques, de leurs catastrophes diluviennes ou de leurs imperceptibles changements [6]. L'émergence d'un temps propre à l'évolution de la végétation est liée à des auteurs moins connus qu'HUMBOLDT ou les CANDOLLE : Adolphe DUREAU DE LA MALLE et Henri LECOQ.

L'ALTERNANCE NATURELLE

Membre de l'Académie des inscriptions et belles lettres, DUREAU DE LA MALLE, (1777-1857), auteur de travaux littéraires ou archéologiques sur l'antiquité romaine, a consacré aussi plusieurs mémoires à l'histoire des animaux domestiques et des plantes cultivées [7]. Propriétaire dans le Bocage Percheron (département de l'Orne), il tire d'observations botaniques faites sur ses terres la matière d'une communication à l'Académie des sciences dont un résumé paraît dans les *Annales de Chimie et de Physique* (1823) et qui est publiée ensuite par les *Annales des Sciences naturelles* (1825) sous le titre suivant : « Mémoire sur l'alternance ou sur ce problème : la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société est-elle une loi générale de la nature ? ». DUREAU DE LA MALLE explique qu'il est parti de l'effet bénéfique de l'alternance des récoltes, un « *point bien établi* » « *par l'expérience des quarante années écoulées depuis Arthur Young* » (1825, p. 353), puis décrit la topographie et le sol de son domaine, et enfin rapporte les successions spontanées d'espèces qu'il a observées dans les bois, comme dans les prés.

« *Les futaies en coupe dans ce pays, sont composées de chênes, de quelques châtaigniers, d'ormes ou de frênes* [d'après d'autres textes on voit qu'il faut ajouter les hêtres à cette liste]. *Les sous-arbrisseaux qui végètent à l'ombre de ces dômes de verdure sont le houx et la bourgène [= bourdaine] en petite quantité. Le centième de ces futaies est abattu chaque année. On ne laisse en baliveaux que des chênes et des hêtres pour semer et reproduire ; cependant à peine la futaie est-elle abattue, que le sol se couvre uniquement en plantes et sous-arbrisseaux, de genêts, de digitales, de vaccinium et de bruyères ; en arbres, de bois blanc, bouleaux et trembles. On abat ces bois blancs au bout de trente ans ; il revient des bouleaux et des trembles ; trente ans après, même destruction, même reproduction. Ce n'est qu'à la troisième coupe du taillis, après quatre-vingt-dix ans, que les chênes et les hêtres, les bois durs enfin, ont reconquis le terrain : ils en restent maîtres sans partage et ils étouffent tous les bois blancs qui voudraient l'envahir.* » [8]

Un autre cas est celui de l'alternance entre les Myrtilles et les Bruyères qu'il compare à la lutte de deux partis tour à tour dominants (1825, p. 360). Ses observations sur le terrain sont complétées par la consultation d'archives forestières qui accompagnaient l'un de ses titres de propriété. La pelouse même de sa maison parisienne lui offre un exemple supplémentaire : elle a été entièrement semée de graminées en 1820, toute autre plante en a été arrachée pendant deux ans, et cependant il a suffi que le sarclage soit ensuite interrompu pour qu'en un peu moins d'un an la moitié de la pelouse soit envahie par le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). En définitive,

DUREAU DE LA MALLE pense que ses observations lui permettent d'étendre la théorie de l'alternance, qui est la « *base de toute bonne agriculture* » à toutes les plantes, annuelles ou non, groupées ou isolées, et de la considérer comme « *une loi fondamentale imposée à la végétation par l'auteur de tout ce qui existe* » (1825, p. 381).

Ce texte n'est pas le premier à rapporter un phénomène de succession mais il est probablement le premier à employer ce mot pour désigner une loi générale. A ce titre mais aussi pour la précision et la rigueur de sa description, il est cité très élogieusement par des auteurs postérieurs tels que Auguste de SAINT-HILAIRE en 1837, VAUPELL en 1857, COWLES en 1911, CLEMENTS en 1916. Il apparaît en 1983 dans l'analyse bibliographique de LEPART et ESCARRE sur la succession végétale. Pour un scientifique, praticien de l'écologie, le point important ici est l'idée d'un changement progressif et endogène dans la composition floristique d'un milieu. Pour l'historien, il est significatif que l'émergence de cette idée se fasse par une rencontre entre la géographie, la botanique et l'agronomie. Par ailleurs le cadre forestier des observations a son importance : il y a là une véritable tradition. Buffon, en 1742, écrivait déjà qu'un terrain « à demi-couvert de genièvres et de bruyères est un bois à moitié fait , et qui peut-être a dix ans d'avance sur un terrain net et cultivé »[9]

Les mêmes voisinages se retrouvent dans l'œuvre d'Henri LECOQ[10]. Connu des botanistes du XIXe siècle pour ses *Études sur la géographie de l'Europe* et pour ses travaux sur l'hybridation, ce pharmacien qui enseignait l'histoire naturelle à Clermont-Ferrand est l'auteur - parmi beaucoup d'autres ouvrages - d'un *Traité des plantes fourragères* , publié en 1844, dans lequel il consacre un chapitre à l'alternance (p. 545 et suiv.). Bien que son objet soit « *l'assolement naturel dans les prairies permanentes* » il fait appel à un exemple pris en forêt et reposant sur des observations faites par lui en 1819 dans les Ardennes.

« *A peine le taillis était-il abattu que le sol se couvrait de Digitalis purpurea, Solidago virga-aurea, Epilobium spicatum [= E. angustifolium L.], etc. , dont on n'observait aucune trace sous l'ombre des plantes ligneuses. Une année s'écoulait à peine que ces végétaux avaient disparu, et tout l'espace compris entre les buissons naissants était couvert de Galeopsis tetrahit et d'Aira flexuosa. Les Genêts et les Ronces envahissaient ensuite le sol, jusqu'à ce qu'enfin un taillis différent par l'essence de celui qui avait été abattu vint faire disparaître toutes les plantes étrangères à la localité.* »

LECOQ n'hésite pas à comparer « *le développement successif de tous ces végétaux* », à « *une succession de cultures méditée par un habile agronome* ». Au reste si la nature semble ici imiter l'activité de l'homme, c'est en fait qu'elle l'a inspirée. « *L'alternance est tellement dans la nature, qu'elle a amené de suite l'agriculteur aux assolements, qui ne sont autre chose que l'agriculture.* » Et pour montrer que les Romains déjà « *connaissaient parfaitement cette grande loi de la nature* » LECOQ cite un vers de VIRGILE « *La terre ainsi repose en changeant de richesse* » (546)[11].

Donald WORSTER (1977), dans les pages qu'il consacre au philosophe et naturaliste américain Henri David THOREAU, rapporte les observations de celui-ci sur « la succession des arbres dans la forêt » consignées dans un article de 1860[12]. Cet article met surtout l'accent sur le transport des graines par les animaux et ne comporte aucune référence à DUREAU DE LA MALLE ni à LECOQ que THOREAU ne connaissait probablement pas[13]. Cependant on y retrouve la comparaison avec la rotation des cultures[14]. Mais bien que WORSTER note à ce propos l'emprise de ce modèle chez les naturalistes de cette époque, cette référence n'est qu'allusive dans l'article de THOREAU, beaucoup plus discrète en tout cas que chez les deux naturalistes français, que WORSTER ne cite pas.

En définitive, cette succession alternante, bien qu'empruntée à l'agronomie, constitue la première conception d'une dynamique propre de la végétation. Mais cette dynamique n'est pas fondamentalement marquée par l'irréversibilité. Le cycle tend vers la simultanéité comme vers sa limite. Rien ne le montre mieux que la manière dont DUREAU DE LA MALLE propose d'appliquer son schéma à la végétation tropicale. Ses observations concernent les pays tempérés mais, dit-il « *plusieurs faits transmis par des savants distingués* » l'autorisent à supposer qu'il en est de même dans les pays tropicaux « *où l'extrême variété des espèces qu'y rassemble et qu'y mêle la nature dans le même terrain est une sorte d'alternance permanente* »[15]. Mais si « l'extrême variété » est comme une « alternance permanente », la « *succession alternante* » ne se réduit-elle pas à une diversité échelonnée dans le temps ? Bien que le texte de DUREAU DE LA MALLE n'y fasse pas référence on retrouve dans cette équivalence la conception de LEIBNIZ formulée un siècle plus tôt, qui fait de l'espace « *l'ordre des coexistences* » et du temps « *l'ordre des existences successives* »[16].

Cette définition du temps, forte et simple, suffit pour la science classique. Elle suffit aussi pour nombre d'études de terrain sur la végétation. A certains égards on la retrouve dans les méthodes actuelles. Ainsi DRURY et NISBET (1973) soulignent le parallélisme entre les successions temporelles et les séquences spatiales liées à des gradients environnementaux[17]. Ce parallélisme entre le temps et l'espace a toutefois ses limites : tandis que l'espace se parcourt en tout sens et que chaque déplacement peut-être annulé par un déplacement en sens inverse, le temps est marqué par l'irréversibilité. On attribue généralement à la thermodynamique la prise en compte - à la fin du XIXe siècle - de cette irréversibilité dans les sciences physiques, mais son effet s'est fait sentir par contrecoup même dans

les sciences du vivant. Par contraste avec la dégradation de l'énergie et la désorganisation croissante qui l'accompagne, les phénomènes biologiques de la croissance et de l'évolution apparaissent comme des sources d'organisation et de nouveauté. BERGSON en tire une philosophie du vivant que résume cette phrase de l'*Évolution créatrice* (1907, p. 246) « *Toutes nos analyses nous montrent en effet dans la vie un effort pour remonter la pente que la matière descend* ». Pour le philosophe, aujourd'hui, la formule bergsonienne est incomplète : Michel SERRES (1980, p. 76) souligne combien le temps biologique, comme le temps social et le temps physique, peut être selon les cas cyclique, destructeur ou innovant, et voit précisément dans la vie la rencontre de toutes ces temporalités. Pour l'historien, elle garde le mérite de résumer, autant que faire se peut, la conception de toute une époque.

Les géobotanistes n'échappent pas à ce mouvement, comme le montre l'entrée en scène d'une écologie végétale explicitement définie, qui se donne pour objectif essentiel de décrire et de comprendre la *dynamique* de la végétation.

LA SUCCESSION ET SON TERME

Plus encore que WARMING, déjà cité, le pionnier dans ce domaine est l'américain Henri Chandler COWLES dont l'étude sur la végétation des dunes du Lac Michigan paraît en 1899.

Considérant que l'écologie a pour domaine « *the mutual relations between plants and their environment* », il lui fixe comme objectif d'étudier « *the order of succession of the plant societies, in the development of a region* », et de découvrir « *the laws which govern the panoramic changes* » et il lance cette formule qui a valeur de manifeste « *Ecology, therefore, is a study in dynamics* ».

Pour ce type d'étude, les dunes de sable dont la topographie se modifie à l'échelle d'une vie d'homme lui paraissent particulièrement propices :

« *In the dune region of Lake Michigan, the normal primitive formation is the beach ; then, in order, the stationary beach dunes, the active or wandering dunes, the arrested or transitional dunes, and the passive or established dunes. The established dunes pass through several stages, finally culminating in a deciduous mesophytic forest, the normal climax type in the lake region.* »

Le terme de « climax » qui apparaît dans ce texte, n'était pas pour un anglophone, un néologisme. Depuis longtemps la langue anglaise l'avait emprunté au grec - où il signifie « échelle » - et l'utilisait dans le double sens de gradation et de point culminant d'un processus évolutif[18].

Or dans les mêmes années, aux États-Unis encore, Frederic CLEMENTS fait de ce concept de climax le noeud de sa théorie de la végétation, une théorie que CLEMENTS commence à élaborer dès 1898, dans sa thèse sur la végétation des montagnes rocheuses, et qu'il expose à partir de 1905, dans plusieurs études, avant d'en donner, en 1916, une synthèse dans *Plant succession* [19].

La conception du temps qui est ici utilisée est celle de la croissance organique. Empruntée par l'écologie à la physiologie - la communauté végétale croît comme une plante - cette conception du temps peut être élargie à l'échelle des temps géologiques, ce que fait CLEMENTS dans la Préface de *Plant succession* :

« *The recognition of development as the cause and explanation of all existing climax formations forced the conclusion that all vegetation has been developmentally related ; in short that every climax formation has its phylogeny as well as its ontogeny. This led at once to the further assumption that the processes or functions of vegetation to-day must have been essentially those of the geological past [...] As a consequence it has been possible to sketch, in bold outline the succession of plant populations in the various eras and periods, and to organize in tentative fashion the new field of paleo-ecology.* »

Ainsi l'évolution de la couverture végétale dans une région, avec ses transformations annuelles ou séculaires, se prolonge par une évolution analogue de la végétation terrestre qui se compte en milliers et en millions d'années.

CONTROVERSES

La théorie de CLEMENTS, synthétique et cohérente, entraîne l'adhésion de nombreux auteurs. D'une certaine manière, elle impose sa marque sur l'écologie jusque dans les discussions qu'elle suscite aujourd'hui. Mais en même temps elle rencontre d'emblée de fortes oppositions [20].

Le premier point sensible touche à la conception de la communauté comme super-organisme. Métaphore, analogie ou identité, cette assimilation est accueillie avec faveur par certains qui en tirent argument pour défendre une vision holiste du monde[21]. Au contraire Jules PAVILLARD (1935, p. 78), - favorable à d'autres aspects de la théorie de CLEMENTS - y voit « *l'expression outrancière d'un schématisme réfractaire à toute vérification expérimentale* ». La contestation la plus radicale vient d'un botaniste de l'université du Michigan, Henry GLEASON. Pour ce dernier, chaque espèce pousse là où elle peut et où le hasard l'a apporté et elle s'y retrouve avec n'importe quelle autre espèce qui a les mêmes exigences vis-à-vis du milieu[22].

Le second point sensible est la conception même de la succession en tant que processus de changement et du climax en tant qu'équilibre. Là encore, la critique la plus radicale est celle de GLEASON. Pour lui, tous les faits concernant la répartition de la végétation doivent pouvoir s'expliquer à partir de deux causes primaires : la migration

et la sélection par le milieu. Si dans un lieu donné ces causes primaires restent constantes, l'association végétale qui s'y trouve reste stable. La « succession » n'est rien d'autre que le changement qu'on observe dès lors qu'intervient une modification, migration de nouvelles espèces ou changement dans l'action du milieu. Quant au « climax », ce n'est qu'un stade où les changements ont cessé mais où ils pourront reprendre à tout moment. Les critiques que formulent William COOPER de l'Université du Minnesota, dans un article paru la même année que celui de GLEASON, sont plus nuancées. Il met en garde contre toute formule trop rigide et considère comme fallacieuse l'assimilation des unités de végétation à des organismes. La végétation est pour lui emportée dans le flux d'un perpétuel devenir qu'il compare - selon une formule dont il crédite un de ses collègues, A.G. VESTAL) - à un fleuve aux chenaux entrelacés, « *a flowing braided stream* », avec des bifurcations, des évolutions parallèles, des anastomoses, des confluences. Ce flux est gouverné et dirigé par des facteurs, les uns liés aux plantes elles-mêmes les autres aux facteurs du milieu, qui agissent à des échelles et à des vitesses différentes[23]. Le climax est le nom qu'on a cru pouvoir donner à des passages où le flux est assez lent pour donner aux hommes l'illusion de la stabilité.

En définitive, les spécialistes d'écologie végétale dans les années 1930 hésitent sur les sens à donner aux transformations de la couverture végétale : faut-il les voir avec CLEMENTS comme la croissance progressive et endogène d'une totalité organique, ou bien les réduire avec GLEASON à n'être que l'effet mécanique du hasard et des causes physiques, ou encore les emporter avec COOPER dans le flux infiniment ramifié d'un changement universel ?

A cette question, qui touche directement à la conception du temps ou tout au moins des processus temporels, s'en rattache une autre qui constitue le troisième point sensible : quelle place donner à l'activité humaine dans le changement de la végétation ?

C'est l'ensemble de ces questions que le botaniste anglais Arthur Georges TANSLEY entreprend de clarifier en 1935 par une redéfinition complète de l'appareil conceptuel de la théorie écologique. Ceci l'amène à un inventaire critique de la théorie de CLEMENTS.

Un point significatif de divergence porte sur la notion de « succession régressive ». John PHILIPPS, un disciple enthousiaste de CLEMENTS, ayant soutenu que la succession - parce qu'elle était par nature un processus de développement - ne pouvait être que progressive, TANSLEY rétorque que si on définit la succession comme une série de phases qui, du rocher ou de l'eau conduit à la forêt, il s'ensuit naturellement qu'elle ne peut être que progressive, mais qu'en revanche si on applique le terme à toute série de phases de végétation qui se succèdent en un même lieu dans un ordre qui se reproduit dans des conditions analogues, alors il n'y a aucune raison de ne pas admettre la notion de succession régressive. Pour illustrer son propos TANSLEY évoque la forêt qu'un broutage continu des herbivores amène au stade de prairie, ou que le lessivage et la formation d'humus brut réduit au stade de lande. Le fait que la succession régressive soit un processus de destruction ne lui semble pas une objection puisque la succession progressive elle-même implique une destruction continuelle des plantes des phases antérieures.

C'est par ailleurs dans cet article de 1935 qu'est proposé le vocable écosystème et cette introduction a son importance dans la mesure où elle se fait explicitement en référence à l'usage du mot *système* en physique. Les concepts de succession et de climax se trouvent réinterprétés dans une problématique qui ouvre à l'écologie végétale la voie d'une intégration complète à une théorie écologique globale. Cette réinterprétation est sous-tendue par une vision des processus de développement et d'équilibre dynamique. La succession devient alors un cas particulier de progression d'un système vers une plus grande stabilité et le climax une approximation de l'équilibre dynamique. Pour TANSLEY en effet, il y a une sorte de sélection naturelle des systèmes à leur début : les systèmes dont les éléments ne s'organisent pas se dispersent à peine constitués tandis que ceux qui peuvent atteindre l'équilibre le plus stable survivent le plus longtemps[24].

CONCLUSION

L'historien peut-il retrouver dans ces processus de croissance et ces équilibres homéostatiques, « *le temps impérieux du monde* » dont parle Fernand BRAUDEL ?

Les historiens français se sont peu exprimés à ce sujet, mais un historien américain, spécialiste de l'histoire rurale, James MALIN, s'est livré à une critique radicale des idées de CLEMENTS et de ses élèves. Récusant toute idée de maturation ou d'équilibre, il ne voit dans les conceptions de Clements que le mythe d'un état de nature, une notion totalement inadaptée dès lors qu'apparaît l'activité humaine. Le « dust bowl », la grande sécheresse des années 1930 avec ses nuages de poussières emportés par le vent sur les plaines labourées, ne lui apparaît que comme un épisode parmi d'autres dans le mouvement incessant des sols (MALIN, 1952). Cependant sa critique du dogmatisme de CLEMENTS n'évite pas le dogmatisme inverse[25].

En fait, de même que les géographes, les historiens peuvent s'accommoder des concepts de succession et de climax dès lors qu'ils sont présentés comme des hypothèses dans le cadre d'un modèle théorique. Cependant la théorie écologique est toujours en quête de modèles descriptifs ou explicatifs qui rendent compte plus finement d'un plus grand nombre de phénomènes concernant les peuplements végétaux ou animaux. Du choc de ces hypothèses et de ces concepts surgissent de nouvelles figures

du temps - des figures en réseaux - plus proches peut-être de celles auxquelles sont accoutumés les historiens. Toutefois il n'est pas sûr que cela facilite d'emblée le travail interdisciplinaire. La fiction théorique d'une végétation qui se développerait en l'absence de tout facteur extérieur à sa dynamique propre pouvait permettre de repérer dans l'écart entre la réalité observée et le modèle théorique, la marque de l'histoire avec ses aléas et son imprévisibilité[20]. En revanche si le changement de la végétation perd cette nécessité interne et devient lui aussi aléatoire et imprévisible, l'action de l'homme se perd dans un écheveau de relations causales qu'il faut cas par cas démêler. La collaboration entre l'histoire et l'écologie apparaît alors à la fois plus difficile et plus nécessaire que jamais. Elle passe - entre autres choses - par une connaissance réciproque des multiples conceptions du temps que chacune des deux disciplines met en œuvre.

BIBLIOGRAPHIE

ACOT, P., 1988.– *Histoire de l'écologie*. PUF, Paris : 285 p

ACOT, P., 1993.– La phytosociologie de Zürich-Montpellier dans l'écologie française de l'entre-deux guerres. *Bull. Ecol.*, 24 : 52-56.

ARNOULD, P., 1991.– Climax, un concept à tout faire ? *Colloques phytosociologiques, XX, Phytodynamique et biogéographie historique des forêts, Bailleul 1991* : 101-118.

BERGANDI, D., 1993.– *Fundamentals of Ecology* de E.P. Odum : véritable approche holiste ou réductionnisme masqué ? *Bull. Ecol.*, 24 : 57-68

BERGSON, H , 1907.– *L'Evolution créatrice*. PUF, Paris : 372 p.

BRAUDEL, F , 1969.– *Ecrits sur l'histoire*. Flammarion, Paris : 76-77.

BUFFON, G.L.L. 1742.– Mémoire sur la culture des forests *Histoire de l'Académie royale des sciences pour 1742*. Paris, 1745 : 233 246.

CANDOLLE, Alph. de., 1984.– *Origine des plantes cultivées*. Baillère, Paris. Réédition fac-similé, Jeanne Laffitte, Marseille : 377 p

CANDOLLE, A.-P., 1820.– Géographie botanique. *In* : F. CUVIER (dir.), *Dictionnaire des sciences naturelles*. Levrault, Paris, Strasbourg, t. XVIII : 359-422.

CANDOLLE, A.P., 1862.– *Mémoires et souvenirs...* (publiés par son fils). Cherbuliez, Genève : 92-94.

CHEVALIER, A.– 1929. L'œuvre d'Auguste de Saint-Hilaire en phytogéographie dynamique. *Bulletin de la Société Botanique de France*. 76 : 3-10.

CLEMENTS, F., 1916.– *Plant Succession*, Carnegie Institution, Washington : 8 et suiv.

COOPER, W., 1926.– The fundamentals of vegetational change ». *Ecology* , 7 : 391-413.

COWLES, H.C.; 1899.– The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *The Botanical Gazette*, 27 : 95-117, 167-202, 281-308

COWLES, H.C., 1911.– The cause of vegetative cycles. *Botanical Gazette*, 51, 3 : 165

CROSBY, A., 1986.– *Ecological Imperialism. The Biological Expansion of Europe*. Cambridge University Press, Cambridge : 368 p.

DAJOZ, R., 1991.– Eléments pour une histoire de l'écologie. La naissance de l'écologie moderne au XIX[ème] siècle. *Histoire et Nature*, 24-25 : 5-112. DELEAGE, J.-P., 1991.– *Histoire de l'écologie. Une science de l'homme et de la nature*. La Découverte, Paris. Rééd., Seuil, 1993, Paris : 330 p

DROUIN, J.-M., 1991.– *L'Ecologie et son histoire. Réinventer la nature*. Desclée de Brouwer, Paris Réédition, Flammarion (Champs), Paris, 1993 : 213 p.

DROUIN, J.-M., 1991.– Un équilibre controversé. Contribution à l'histoire du climax. *In* : THEYS, J. (ed.), *Environnement, science et politique*., Germes, Paris : 109-122.

DROUIN, J.-M. & FOX, R., 1992.– Corolles et cruchons : le mélange des genres dans l'œuvre d'Henri Lecoq (1802-1871) 117e *Congrès national des Sociétés savantes*. Clermont-Ferrand, à paraître.

DRURY W.H. & NISBET I.C.T., 1973.– Succession. *Journal of Arnold Arboretum*. 54 : 331-368.

DUREAU DE LA MALLE, A., 1825.– Mémoire sur l'alternance ou sur ce problème : la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société est-elle une loi générale de la nature ? *Annales des sciences naturelles*, 5 : 353-381.

EGERTON, F N , 1977.– A bibliographical guide to the history of general ecology and population ecology. *History of Science*, 15 : 189-215.

ELTON, C., 1927.– *Animal Ecology* . Réédition, Methuen, London : 207 p.

GLEASON, H., 1926.– The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53 : 7-26.

HARLAN, J.R., 1987.– *Les Plantes cultivées et l'homme*. [Ed. or. 1975] P.U.F., Paris : xxx-414 p.

HAUDRICOURT, A. G. & HEDIN, L , 1943/1987.– *L'Homme et les plantes cultivées*. [1[ère] éd 1943]. Réédition avec préface de Michel CHAUVET. A.M. Métailié, Paris : 281 p

HUMBOLDT, A. de, 1807.– *Essai sur la géographie des plantes* Paris. Réédition Erasme, Nanterre, 1990 : 155 p.

LARRERE, R. 1993.– La notion de climax : modèle d'une nature sauvage *Etudes rurales*, 129-130 : 15-31.

LAURENT, G., 1992.– Biogéographie et paléontologie en France au XIXe siècle : acteurs et débats. *Revue d'histoire des sciences*, XLV/4 : 389 417.

LECOQ, H. 1844. *-Traité des plantes fourragères...* Cousin, Paris : 545-549.

LEPART, J & et ESCARRE, J., 1983.– La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14 : 133-178.

LINNE, C., 1972.– *L'Equilibre de la nature*. [textes présentés par C. Limoges et traduits par B. Jasmin], Vrin, Paris : 170 p.

MALIN, J., 1952.– Man, the state of nature and climax... *Scientific Monthly*, 73, p. 29-37. Reproduit dans MALIN, J., 1984, pp. 112-125.

MALIN, J., 1984.– *History and Ecology. Studies of the Grassland* . Ed. par Robert Swierenga. University of Nebraska Press, Lincoln : 376 p.

PAVILLARD, J., 1935.– *Eléments de sociologie végétale*. Hermann, Paris : 102 p.

SAINT-HILAIRE, A. de, 1837.– *Tableau géographique de la végétation primitive dans la province de Minas-Gerais*. Pihan de la Forest, Paris : 49 p.

SERRES., M., 1980.– *Le Passage du Nord-Ouest (Hermes V)*. Editions de Minuit, Paris : 195 p.

SPURR, S.H., 1952.– Origin of the concept of forest succession. *Ecology*, 33, 3 : 426-427

TANSLEY, A.G , 1935.– The Use and Abuse of Vegetational

Concepts and Terms ». *Ecology*, 16, 3 : 284-307 (traduction dans J.-M. DROUIN, *La Naissance du concept d'écosystème*, Thèse de 3e cycle, Université de Paris I, 1984, p. 102-163).
VAUPELL, C T., 1857.– De l'invasion du Hêtre dans les forêts du Danemark *Annales des sciences naturelles*, 4e s., 7 : 55-86
WORSTER, D., 1977.– *Nature's economy : the roots of ecology*. Sierra Club, San Francisco. Cambridge University Press, Cambridge : 1985, trad. fr. *Les Pionniers de l'écologie*. Sang de la Terre, Paris, 1992 : 412 p.

NOTES

(1)Ernst HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen*, vol1, Berlin, 1866, p. 8, cité par Pascal ACOT (1988), p. 44. Sur HAECKEL, cf. DAJOZ (1984) et DELÉAGE (1991).

(2)On en trouvera une liste et un résumé de ces textes dans L.A. MILLIN DE GRANDMAISON d'après R. PULTENEY, *Revue générale des écrits de Linné*, Paris, 1789, 2 vol.

(3)J. BIBERG, « L'Economie de la Nature » (1749), dans C. LINNÉ, *L'Equilibre de la nature*, Paris, Vrin, 1972, p. 57.

(4)Sur la postérité de ces analogies et sur les rapports entre écologie et histoire naturelle, cf DROUIN (1991)

(5)Sur le développement ultérieur de ce thème, cf. André G. HAUDRICOURT & Louis HEDIN (1943/1987) ; Jack R. HARLAN (1975/1987)

(6)Sur les rapports entre biogéographie et paléontologie au XIXe siècle, cf. Goulven LAURENT, « Biogéographie et paléontologie en France au XIXe siècle. acteurs et débats », *Revue d'histoire des sciences*, vol. XLV, n° 4, 1992, p. 389-417. Sur l'histoire de la biogéographie, on consultera avec profit, dans la même livraison, les contributions de Janet BROWNE, d'Alberto CASTRILLON, de Gerard MULLER, et la présentation de Roselyne REY.

(7)Cf. en particulier ses « Recherches sur l'histoire ancienne, l'origine et la patrie des céréales et nommément du blé et de l'orge », *Annales des sciences naturelles*, t. 9, 1826, p. 61-82.

(8)*Annales de Chimie et de Physique*, 1823, t. 24, p. 212-214. « Extrait des Séances de l'Académie royale des sciences » pour la séance du lundi 1er septembre. Ce texte constituant une version brève de celui reproduit dans les *Annales de sciences naturelles* en 1825, nous empruntons nos citations à l'un ou à l'autre

(9)Ce mémoire de Buffon est cité par DRURY & NISBET (1973). On trouvera d'autres références de la fin du XVIIIe et du début du XIXe siècle dans SPURR (1952).

(10)Sur LECOQ, cf. Jean-Marc DROUIN & Robert FOX (1992).

(11)Livre I des *Géorgiques* dans la traduction de DELILE.

(12)WORSTER, 1977, p. 70 et suiv. de l'édition de 1985, p 91 de la traduction française (1992).

(13)D'après le récit qu'il fait d'une excursion au Canada « A Yankee in Canada », sa connaissance du français était rudimentaire, cf. THOREAU, 1906, vol. 5, p. 35-36.

(14) « [...] *if the wood was old, the sprouts will be feeble or entirely fail; to say nothing about the soil being, in a measure, exhausted for this kind of crop.* » Henri David THOREAU, « The succession of forest trees », in THOREAU, 1906, vol. 5, p. 190. Cet article a d'abord été lu à l'occasion d'une exposition bovine à Concord, Massachussetts, en septembre 1860 et publié ensuite par le *New-York Tribune* le 6 octobre 1860. D'après l'éditeur, c'est probablement le dernier de ses textes que THOREAU (qui est mort en 1862) a pu voir imprimer. Il se trouve dans la grande édition en 20 volumes des écrits de Thoreau publiée en 1906, dans le volume 5 : *Excursions and Poems*

(15)DUREAU DE LA MALLE, « Mémoire sur l'alternance...», *Annales des sciences naturelles*, t. 5, 1825 p. 353.

(16)LEIBNIZ, lettre à l'abbé Conti du 6 décembre 1715, dans André ROBINET (ed.), *Correspondance Leibniz-Clarke*, Paris, PUF, 1957, p. 42 [orthographe modernisée par moi, J-MD].

(17)« *An alternative explanation is outlined which is based on the observed congruence between temporal sequences of vegetation and spatial sequences along environmental gradients.* », DRURY et NISBET, 1973, p 362-363.

(18)Sur l'historique de ce terme et ses différents usages, Cf. Paul ARNOULD (1991).

(19)Cf ACOT, 1991.

(20)Sur ces débats, cf. Jean-Marc DROUIN (1991, p. 138-141 & 161-169) et Pascal ACOT, 1993.

(21)Sur le holisme, cf. Donato BERGANDI (1993).

(22)«*with any other species of similar environemental requirement* » (GLEASON, 1926, p. 26).

(23)COOPER écrit « *The vegetational stream is governed and directed by the interaction of factors residing in the constituent organisms and in their environment. These differ greatly in the scale on which they work and the speed of the changes they induce* »

(24)« *If organisation of the possible elements of a sytem does not result, no sytem forms or an incipent system breaks up. There is in fact a kind of natural selection of incipient system, and those which can attain the most stable equilibrium survive the longuest.* » TANSLEY, 1935, p. 300.

(25)On trouvera un recueil d'articles de James C. MALIN et une introduction à sa pensée par Robert SWIERENGA dans MALIN, 1984. Pour une présentation critique cf. WORSTER, 1977, p. 242-253 de l'édition de 1985, p 264-275.

(26)Pour une critique de cette analyse, cf. LARRERE, 1993.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Displayed in the space, vegetation is also taken in the flow of time : its physiognomy and floristic composition are evolving year after year, according to a succession of phases. That seems to be a meeting point between history and ecology. But for a collaboration between the two disciplines, it is not sufficent to say that ecology deals with time, the question is to determine which concept of time is involved. History of science can help to this clarification by retracing the changing concepts of the ecological change

The scope of the present paper is limited to some aspects of the origins of the succession concept in plant ecology.

Plant Geography, between geology and history

When in the middle of the 1890 the botanists began to use the word « ecology », coined by HAECKEL thirty years earlier, they christened a program of research which was first launched by Alexander von HUMBOLDT and Augustin-Pyramus de CANDOLLE at the begining of the XIXth century.

In his *Geographie des plantes* (1807) HUMBOLDT requested his fellow botanists to study the migration of plants, emphasizing that when doing so, plant geography meets geology and human history. The humboldtian plant geography is focused on time, but this time is

not specific to vegetation : it is the long-range time of geological processes or the hurrying rythm of the war and travels of mankind

The natural rotation of crops

The French poet and historian DUREAU DE LA MALLE, (1777-1857) was also a land owner and a keen observer of country life. In 1825 he published a paper in the *Annales des sciences naturelles* describing the turning succession (« succession alternante ») of timber. After cutting down oaks and beeches, the ground is colonized by birches and aspen, which, when cut down in their turn, are replaced by oaks and beeches nineteen years later. DUREAU DE LA MALLE gave other examples - for instance *Vaccinium myrtillus* and *Erica sp* - and concluded that the rotation of crops which is a basic principle of any good farming is also a fundamental law given by God to vegetation. Similar views were expressed by the French naturalist Henri LECOQ in 1844, and by the American philosopher Henry THOREAU in 1860 (quoted by WORSTER, 1977). Although it is taken from agriculture, this natural rotation can be considered as the first sketch of an ecological concept of time. But it is a time without irreversibility, fit for the classical mechanics of the XVIII[th] century A new concept of time accorded with the physics of the end of the XIX[th] century, especially thermodynamics, was to be searched for in the plant ecology of the early 1900.

The succession and its climax

COWLES (1899) requests ecologist to study « *the mutual relations between plants and their environment* » and « *the order of succession of the plant societies, in the development of a region* » and to discover « *the laws which govern the panoramic changes* ». A program epitomized by the phrase « *Ecology, therefore, is a study in dynamics* ».

« Succession » and « climax » are the key concepts of CLEMENTS doctrine (1916). The year after year change of vegetation is understood as physiological process of growth and this can be applied even to the geological past.

Controversies

Among the opponents to Clements theory, Henry GLEASON was the most resolute For him any species grows where it can « *with any other species of similar environmental requirement* » (GLEASON, 1926, p. 26), and the concept of the succession as the maturation process of the unit of vegetation is completely false.

In a smoother way, William COOPER also considers that « *dynamic ecology* » cannot be founded on « *the assumption that the vegetation-unit is an organism* ». The « *vegetation of the earth is presented as a flowing braided stream* » dependant on many factors acting at different scales and inducing changes of various speeds. The climax is only a stage where the change is temporarily too slow to be perceived.

To these controversies Arthur Georges TANSLEY (1935) devoted a paper in 1935. Beside the coining of the term « ecosytem » this paper gave a critical examination of Clement's theory.

Conclusive remarks

Is it possible for the historian to recognize in all these dynamic concepts the imperious time of the world (« *le temps impérieux du monde* ») alluded to by Fernand BRAUDEL ? Despite the one-sided criticism of James MALIN (1952) concerning CLEMENTS interpretation of the dust-bowl, the historians were able to manage with the theory of succession used as an abstract model. On the background of a fictional autogenic succession, one can detect the historical events which make the real change different.

Ironically, as the recent development of ecological theory emphasized the stochastic and impredictable character of the vegetational change, and came closer to the historical concept of time, it may be harder to combine historical and ecological explanations, both consisting in a network of complex causal relations. The interdisciplinary work between history and ecology may be harder but more useful than ever.

Ecologie, t. 25 (3) 1994 : 157-172

VARIATION DE LA LIMITE SUBALPIN/ALPIN DEPUIS LA PÉRIODE ATLANTIQUE SUR LE PLATEAU DU TAILLEFER (ISÈRE, FRANCE) *

Elisabetta BRUGIAPAGLIA & Marcel BARBERO

Laboratoire de Botanique historique et Palynologie et Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (URA CNRS 1152), Faculté des Sciences et Techniques St Jérôme, 13397 Marseille cedex 20, France

SUMMARY
(original scientific paper)

VARIATION OF THE SUBALPINE/ALPINE LIMIT ON THE TAILLEFER PLATEAU (ISERE, FRANCE) SINCE THE ATLANTIC PERIOD

Within the framework of a pluridisciplinary research on the Taillefer Plateau, this study is an attempt to determine the variations in the altitudinal limits of the alpine and subalpine vegetation during the Holocene using pollen taxa that are ecological indicators of each vegetation belts. On the basis of floristic records derived from each vegetation belts a relation is established between the vegetation and the modern pol len rain and an evaluation is also made of the distribution of the different taxa involved

A principal component analysis enabled the authors to assess the variations in the limits of the alpine and subalpine altitudinal vegetation during the Atlantic, the Subboreal and the Subatlantic chronozones.

KEY WORDS : Pollen analysis - Holocene - Phytosociology - French Alps.

RÉSUMÉ
(article original)

Le plateau du Taillefer a été l'objet d'une recherche multidisciplinaire dont ce travail représente un essai pour établir les variations des limites des étages alpin et subalpin pendant l'Holocène en utilisant des taxons polliniques comme marqueurs écologiques de chaque étage. A partir des relevés floristiques réalisés dans les étages considérés, une relation a été établie entre la végétation et la pluie pollinique actuelle ainsi qu'une évaluation de la dispersion des taxons en présence

Une analyse en composantes principales a permis d'estimer les déplacements des limites des étages alpin/subalpin pendant l'Atlantique, le Subboréal et le Subatlantique.

MOTS CLÉS : Analyse pollinique - Holocène - Phytosociologie - Alpes - France.

INTRODUCTION

Le plateau du Taillefer (FIG.1), au pied du massif de même nom, qui culmine à 2857 m, est en fait le prolongement méridional du massif cristallin de Belledonne. Il est situé dans la zone périphérique du Parc National des Écrins, dans les Alpes Dauphinoises, au sud-est de Grenoble. L'altitude moyenne de ce plateau est de 2050 m et il est parsemé de dépressions lacustres étagées qui évoluent en tourbières basses.

Les caractéristiques climatiques et biogéographiques de la zone ont été présentées par OZENDA *et al.* (1968) et par PAUTOU *et al.* (1992). Ce territoire est situé entre deux régions aux conditions climatiques extrêmes : au nord-ouest, le massif de la Chartreuse qui est le plus arrosé des Alpes externes (1600 mm à St. Hilaire du Touvet situé à 1100 m d'altitude), au sud-est, le Briançonnais qui représente le pôle de sécheresse de tout l'arc alpin (800 mm à Briançon situé à 1400 m d'altitude).

Les vents dominants sont de Nord, de Nord-Ouest et de Sud-Sud-Ouest (ARQUILLIERE, 1986).

La succession altitudinale de la végétation a été décrite par OZENDA *et al.* (1968). En remontant la vallée de la Romanche ces auteurs ont cartographié : l'étage collinéen caractérisé par une chênaie mixte à *Castanea* et *Carpinus* (série du chêne sessile) ; l'étage montagnard occupé par la hêtraie mixte (série de la hêtraie), l'étage subalpin inférieur caractérisé par la pessière avec quelques îlots de sapin,

*Manuscrit reçu le 11 mai 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 24 octobre 1994

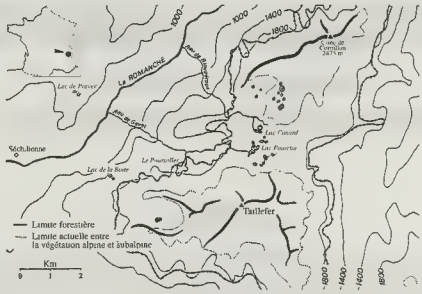


FIG. 1 - Localisations actuelles de la limite forestière et de la limite alpin/subalpin (d'après PONEL *et al.*, 1992) *Location of the timberline and the present alpine/subalpine limit (from* PONEL *et al., 1992).*

l'étage subalpin supérieur constitué jusqu'à 2200 m d'une lande à *Rhododendron ferrugineum, Juniperus nana, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum* et *V. vitis-idaea.*

La limite supérieure de la forêt est actuellement en dessous du plateau vers 1800 m, mais dans le versant NE du Grand Galbert, plus abrupt, quelques *Pinus cembra* et *Picea* montent jusqu'à 2300 m.

Actuellement, d'après nos relevés de végétation sur le massif du Taillefer, la limite entre le subalpin supérieur et l'alpin, se situe aux alentours de 2450 m alors qu'OZENDA *et al.* (1968) ont fixé cette limite, sur le même massif, à 2200 m, et il est probable que ces derniers ont surestimé, à l'époque, à partir des pelouses asylvatiques, l'ampleur de l'étage alpin.

Le but de ce travail est d'essayer d'étudier les variations de la limite entre l'étage alpin et subalpin depuis l'Atlantique en se fondant sur les deux hypothèses suivantes : 1) les associations supraforestières structurant actuellement le plateau du Taillefer étaient stables depuis le début de l'Holocène et leurs taxons caractéristiques y étaient déjà représentés mais avec des possibilités de recouvrement et de répartition altitudinale différentes ; 2) le transport du pollen des taxons herbacés étudiés est si faible que leur présence dans un relevé témoigne de l'existence réelle de communautés herbacées aux périodes historiques.

Il faut aussi prendre en compte le fait que dans des zones «de combat», comme la limite subalpin/alpin, la répartition des végétaux est influencée par la topographie et l'action anthropique qui, depuis l'âge du bronze, caractérise les Alpes à haute altitude.

MÉTHODES

Nous avons mené deux campagnes de terrain, en septembre 1991 et juillet 1992.

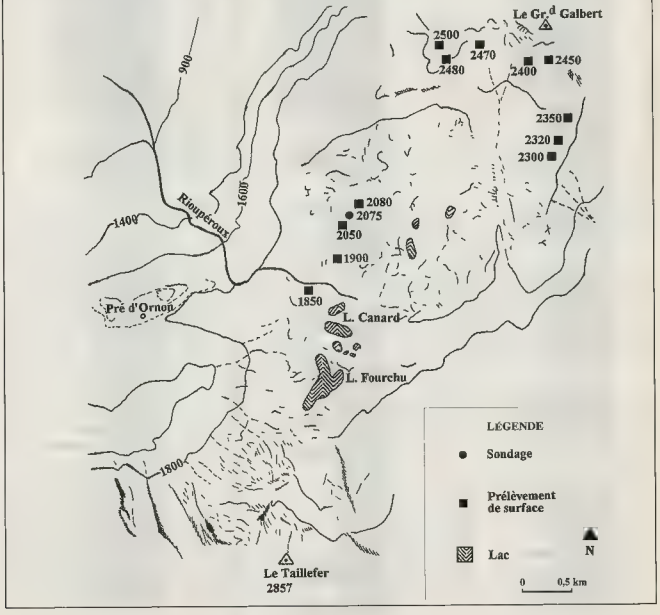
Pour l'étude des pluies polliniques actuelles nous avons utilisé les communautés de Bryophytes qui sont de bons récepteurs du pollen et donnent une image moyenne de la station sur une période de 10-20 ans (HEIM, 1970). Les échantillons ont été prélevés dans des peuplements végétaux homogènes le long d'un transect qui va du Pré d'Ornon (1850 m) jusqu'à l'altitude de 2500 m à proximité du Grand Galbert. Ces communautés ont été affectées au subalpin inférieur (1850-1900 m), au subalpin supérieur (1900-2450 m) et à l'alpin pour les altitudes supérieures à 2450 m (FIG. 2).

Ce transect de surface a été réalisé dans le but de mettre en évidence les variations de la pluie pollinique avec le gradient altitudinal mais surtout pour estimer la dispersion pollinique en relation avec le recouvrement des taxons. Dans ce but, nous avons réalisé, au niveau de chaque prélèvement, un relevé phytosociologique (BRAUN-BLANQUET, 1964) (TAB. I). Pour ce travail, nous avons utilisé seulement l'indice d'abondance-dominance.

L'étude des relations entre la pluie pollinique et la végétation actuelle a été indispensable à l'interprétation du spectre ancien. La pluie pollinique dépend d'abord de paramètres internes aux végétaux en cause (potentiel de production et de dispersion), mais aussi de paramètres externes (topographiques et climatiques).

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés particulièrement aux fréquences de P.N.A. (Pollen Non Arboréen), en particulier celui des Caryophyllaceae et des Apiaceae qui sont présentes actuellement sur le plateau du Taillefer et qui apparaissent dans les relevés. Certaines des espèces rencontrées ont une écologie liée aux étages alpin et subalpin supérieur et pour ces deux familles la variété morphologique des types polliniques est favorable à une détermination allant jusqu'au genre ou au groupe de genres, alors que pour bien des taxons, il est impossible de tenter, lors de comptages de routine, une détermination générique. Les espèces présentes sur le plateau sont : *Alsine recurva* = *Minuartia recurva* (All.) Schinz et Th., *Minuartia laricifolia* (L.) Crantz, *Minuartia sedoides* Hiern., *Silene rupestris* L., *Silene nutans* L., *Silene exscapa* All., *Paronychia polygonifolia* (Vill.) DC., *Dianthus*

FIG. 2.– Localisation des prélèvements de surface et du carottage.
Location of surface samplings and coring



Rel. 1 Alt. 2500 m

Nardus stricta	4.3
Festuca ovina	2.2
Vaccinium uliginosum	2.2
Deschampsia flexuosa	2.2
Trifolium alpinum	2.2
Hieracium pilosella	2.2
Carex sempervirens	2.1
Alchemilla alpina	1.2
Vaccinium myrtillus	1.2
Juniperus nana	1.2
Plantago alpina	1.2
Festuca halleri	1.1
Festuca varia	1.1
Luzula spicata	1.1
Potentilla grandiflora	1.1
Anthoxanthum odoratum	1.1
Sempervivum montanum	1.1
Gentiana kochiana	1.1
Avena versicolor	+
Alsine recurva	+
Silene rupestris	+
Paronychia polygonifolia	+
Lycopodium selago	+
Homogyne alpina	+
Sempervivum arachnoideum	+
Veronica aphylla	+
Hieracium glaciale	+

Rel. 2 Alt. 2480 m

Vaccinium uliginosum	3.3
Vaccinium myrtillus	3.3
Festuca varia	2.2
Carex sempervirens	2.2
Anthoxanthum odoratum	2.2
Arctostaphylos uva-ursi	2.2
Plantago alpina	1.2
Hieracium pilosella	1.2
Avena versicolor	1.2
Alchemilla pubescens	1.2
Festuca ovina	1.1
Alchemilla alpina	1.1
Antennaria dioica	1.1
Gentiana campestris	1.1
Agrostis rupestris	1.1
Trifolium alpinum	+
Potentilla grandiflora	+
Veronica aphylla	+
Sempervivum arachnoideum	+
Juncus trifidus	+
Phaca australis	+
Salix retusa	+
Veronica alpina	+
Veronica bellidioides	+
Coloneaster integerrima	+
Pinus sambra (pl.)	+
Brachypodium pinnatum	+

Rel. 3 Alt. 2470 m

Festuca halleri	3.3
Silene exscapa	1.2
Carex sempervirens	1.1
Antennaria dioica	1.1
Gnaphalium supinum	1.1
Hieracium glaciale	1.1
Alchemilla alpina	1.1
Minuartia sedoides	1.1
Viola calcarata	1.1
Potentilla aurea	1.1
Alsine recurva	1.1
Thymus serpillum ssp.*alpestris*	1.1
Trifolium alpinum	1.1
Gentiana kochiana	1.1
Gentiana verna	1.1
Sagina repens	1.1
Potentilla grandiflora	+.1
Luzula spicata	+
Juncus trifidus	+
Pedicularis rhaetica	+
Poa alpina var. *minor*	+
Veronica bellidioides	+
Saxifraga aspera	+
Dianthus neglectus	+

Rel. 4 Alt. 2450 m

Festuca halleri	3.3
Antennaria dioica	2.2
Silene exscapa	2.2
Carex sempervirens	1.2
Minuartia sedoides	1.2
Juncus trifidus	1.1
Hieracium glaciale	1.1
Pedicularis rhaetica	1.1
Gentiana kochiana	1.1
Avena versicolor	1.1
Sempervivum montanum	1.1
Luzula spicata	1.1
Viola calcarata	+
Veronica bellidioides	+
Luzula lutea	+
Hieracium glanduliflorum	+
Androsace carnea	+
Euphrasia minima	+

Rel. 5 Alt. 2400 m

Gnaphalium supinum	2.2
Pedicularis rhaetica	2.2
Agrostis rupestris	2.2
Silene exscapa	2.1
Festuca halleri	1.2
Antennaria dioica	1.2
Luzula spicata	1.1
Hieracium glaciale	1.1
Alsine recurva	1.1
Sagina repens	1.1
Saxifraga groenlandica	1.1
Senecio incanus	1.1
Potentilla grandiflora	+
Poa alpina var. *minor*	+
Potentilla aurea	+
Saxifraga aspera	+
Dianthus neglectus	+

Rel. 6 Alt. 2350

Centre:	
Eriophorum scheuchzeri	3.2
Cenitore i:	
Juncus filiformis	3.3
Juncus alpinus	1.2
Carex stellulata	1.2
Trichophorum caespitosum	1.2
Agrostis rubra	1.1
Gentiana bavarica	1.1
Parnassia palustris	1.1
Carex saxatilis	1.1
Pinguicula vulgaris	1.1
Viola palustris	1.1
Carex goodenoughii	+
Sagina repens	+
Salix retusa	+
Deschampsia caespitosa	+
Juncus triglumis	+
Carex canescens	+
Cenitore k:	
Nardus stricta	4.4
Trichophorum caespitosum	3.3
Plantago alpina	1.2
Pinguicula vulgaris	1.1
Festuca rubra	1.1
Taraxacum palustre	1.1
Alchemilla vulgaris	1.1
Polygonum viviparum	1.1
Sphagnum angustifolium	+.1
Viola palustris	+
Homogyne alpina	+
Luzula spicata	+
Passage k:	
Vaccinium uliginosum	4.4
Loiseleuria procumbens	2.2
Homogyne alpina	1.1
Cetraria nivea	1.1
Cetraria islandica	1.1
Salix serpyllifolia	1.1
Sagina repens	1.1
Deschampsia flexuosa	1.1
Lycopodium alpinum	+
Salix retusa	+

Rel. 7 Alt. 2320 m

Centre:	
Eriophorum scheuchzeri	2.3
Eriophorum angustifolium	2.2
Sparganium affine	1.2
Centure k:	
Trichophorum caespitosum	3.3
Carex fusca	2.3
Juncus filiformis	2.2
Sphagnum angustifolium	2.2
Carex foetida	1.2
Parnassia palustris	1.2
Carex flacca	1.1
Viola palustris	1.1
Gentiana bavarica	1.1
Eriophorum alpinum	1.1
Juncus jacquinii	+
Nardus humido k:	
Nardus stricta	4.3
Trichophorum caespitosum	2.3
Potentilla tormentilla	2.2
Festuca rubra	II.2
Pinguicula vulgaris	1.1
Parnassia palustris	1.1
Luzula sudetica	1.1
Taraxacum palustre	1.1
Trifolium alpinum	1.1
Agrostis rubra	+
Viola calcarata	+
Nardus k:	
Nardus stricta	3.3
Viola calcarata	2.2
Phyteuma etchelii	1.1
Hieracium auricula	1.1
Meum athamanticum	1.1
Viola biflora	+
Passage k:	
Rhododendron ferrugineum	2.3
Vaccinium uliginosum	2.2
Loiseleuria procumbens	2.2
Deschampsia flexuosa	
Vaccinium myrtillus	
Carex sempervirens	
Homogyne alpina	
Juniperus nana	
Astrantia minor	
Lycopodium alpinum	
Viola biflora	

Rel. 8 Alt. 2300 m

Centre:	
Eriophorum angustifolium	
Eriophorum alpinum	
Sparganium affine	
Cenitore k:	
Eriophorum caespitosum	
Carex foetida	
Carex stellulata	
Sphagnum angustifolium	
Parnassia palustris	
Juncus filiformis	
Juncus alpinus	
Agrostis rubra	
Gentiana bavarica	
Taraxacum palustre	
Potentilla tormentilla	
Luzula sudetica	
Trichophorum caespitosum	
Carex oederi	
Pinguicula vulgaris	
Leontodon pyrenaicus	
Bartsia alpina	
Juncus triglumis	
Luzula spicata	
Carex foetida	
Passage k:	
Nardus stricta	
Vaccinium uliginosum	
Loiseleuria procumbens	
Rhododendron ferrugineum	
Homogyne alpina	
Luzula sudetica	
Vaccinium myrtillus	
Agrostis rupestris	
Sorbus chamaemespilus	

Rel. 9 Alt. 2080 m

Centre:	
Eriophorum angustifolium	
Eriophorum scheuchzeri	
Cenitore k:	
Trichophorum caespitosum	
Juncus filiformis	
Juncus alpinus	
Carex oederi	
Sphagnum acutifolium	
Potentilla tormentilla	
Parnassia palustris	
Agrostis rubra	
Carex stellulata	
Plantago alpina	
Pinguicula vulgaris	
Gentiana bavarica	
Viola palustris	
Taraxacum palustre	
Soldanella alpina	
Polygonum viviparum	
Juncus jacquinii	
Ceinture k:	
Nardus stricta	
Luzula sudetica	
Viola calcarata	
Hieracium auricula	
Bartsia alpina	
Trichophorum caespitosum	
Gentiana kochiana	
Pedicularis rhaetica	
Passage k:	
Rhododendron ferrugineum	
Juniperus nana	
Deschampsia flexuosa	
Astrantia minor	
Vaccinium myrtillus	
Geranium sylvaticum	
Festuca flavescens	
Vaccinium uliginosum	
Loiseleuria procumbens	
Salix pentandra	
Homogyne alpina	
Poa nemoralis	
Athyrium filix-foemina	
Calamagrostis villosa	
Picea abies	
Allium ajlasum	

Rel. 10 Alt. 2075

Centre:

Carex fusca	4.4
Potentilla tormentilla	2.3
Carex sedent	2.1
Eriophorum angustifolium	1.1
Carex atrallata	1.1
Agrostis rubra	1.1
Parnassia palustris	1.1
Pinguicula vulgaris	1.1
Carex canescens	1.1
Carex leporina	1.1
Juncus alpinus	1.1
Sagina repens	+
Tofieldea calyculata	+
Ceintur. à:	
Nardus stricta	4.4
Viola palustris	2.2
Trichophorum caespitosum	2.2
Botrychium lunaria	2.2
Carex sempervirens	1.2
Trifolium alpinum	1.1
Geum montanum	1.1
Carex foetida	1.1
Carex fusca	1.1
Leontodon pyrenaicum	1.1
Alchemilla vulgaris	1.1
Lunula nudatica	1.1
Plantago alpina	1.1
Festuca rubra	1.1
Alchemilla pubescens	1.1
Potentilla salisburgensis	1.1
Luzula spicata	1.1
Trifolium alsinifolium	+
Pinguicula vulgaris	+

Rel. 11 Alt. 2050 m

Vaccinium uliginosum	3.3
Rhododendron ferrugineum	2.3
Vaccinium myrtillus	2.2
Polystichum alpestre	2.2
Hypericum richeri	1.2
Empetrum hermaphroditum	1.1
Viola biflora	1.1
Polystichum filix-mas	1.1
Homogyne alpina	1.1
Campanula latifolia	1.1
Astrantia minor	1.1
Luzula richeri	1.1
Lotus alpinus	1.1
Carex sempervirens	1.1
Thymus serpyllum	1.1
Aspidium lonchitis	1.1
Juniperus nana	1.1
Bicuculla laevigata	1.1
Myosotis alpestris	+
Erigeron uniflorus	+

Rel. 12 Alt. 1900 m

Vaccinium myrtillus	3.3
Deschampsia flexuosa	3.1
Juniperus nana	2.3
Arctostaphylos uva-ursi	2.2
Vaccinium uliginosum	2.2
Vaccinium vitis-idaea	2.2
Anthoxanthum odoratum	2.2
Phyteuma michelii	2.1
Poa nemoralis	1.2
Silene rupestris	1.2
Picea abies (50 cm)	1.1
Picea abies (pl.)	1.1
Brachypodium pinnatum	1.1
Silene nutans	1.1
Poa alpina	1.1
Calluna vulgaris	1.1
Alsine laricifolia	+.1
Sedum anacampseros	+
Sempervivum arachnoideum	+
Festuca spadicea	+

Rel. 13 Alt. 1850 m

Alnus viridis	4.4
Athyrium alpestre	1.1
Rumex arifolius	1.1
Chaerophyllum hirsutum	1.1
Geranium sylvaticum	1.1
Peucedanum ostruthium	1.1
Milium effusum	1.1
Adenostyles alliariae	1.1
Phyteuma halleri	1.1
Senecio fuchsii	1.1
Polystichum filix-mas	1.1
Rhododendron ferrugineum	1.1
Achillea macrophylla	1.1
Alchemilla glabra	+
Trollius europaeus	+
Geranium sylvaticum	
Urtica dioica	
Astrantia major	
Cirsium monlanum	
Salix pentandra	
Salix cuprea	
Sorbus chamaemespilus	
Cenitur. à:	
Nardus stricta	
Meum athamanticum	
Festuca rubra	
Senecio leucanthemifolius	
Festuca thymicola	
Gentiana kochiana	
Viola calcarata	
Brachypodium pinnatum	
Hieracium auricula	
Veronica allionii	
Astrantia minor	
Antennaria dioica	
Gentiana verna	
Hieracium glaciale	

Tableau I - Relevés phytosociologiques effectués le long du transect Pré d'Ornon-Grand Galbert.
Phytoecological records derived from the Pré d'Ornon-Grand Galbert transect.

neglectus Loisel., *Sagina repens* Burnat. pour les Caryophyllaceae, *Astrantia minor* L., *Astrantia major* L., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Meum athamanticum* Jacq. et *Peucedanum ostruthium* (L.) Koch pour les Apiaceae.

Pour les Caryophyllaceae, il s'agit généralement d'espèces en coussinet ; celles-ci, par leur forte densité dans les associations de l'étage alpin, sont représentatives de ce niveau altitudinal et l'abondance de leur pollen dans les spectres atteste de conditions alpines dans l'environnement des tourbières. Au contraire, la plupart des Apiaceae rencontrées sont indicatrices de milieux subalpins présylvatiques et sylvatiques, à l'exception des *Meum* et *Eryngium* qui occupent largement les clairières et pelouses de cet étage, traduisant de nettes tendances à l'anthropisation.

Dans le comptage, nous avons individualisé pour les Caryophyllaceae les types polliniques *Sagina* tp., *Minuartia* tp., *Paronychia* tp., *Silene* tp., *Dianthus* tp., *Cerastium* tp., déterminés par les critères suivants : nombre des pores, rapport entre diamètre du pore et diamètre total, présence ou absence d'annulus, épaisseur de l'exine, taille et contour. Pour les Apiaceae, nous avons déterminé *Meum* tp., *Peucedanum* tp., *Astrantia* tp., *Sanicula* tp., *Eryngium* tp. et *Chaerophyllum* tp., en nous appuyant sur les critères suivants : rapport entre la longueur du sillon (ectoaperture) et de l'axe polaire, épaisseur de l'exine, forme des columelles, endoaperture et taille (Brugiapaglia, 1992). Notre clé est le résultat d'une synthèse partielle des travaux suivants : Faegri & Iversen (1975), Moore, Webb & Collinson (1991) pour les Caryophyllaceae et Cerceau (1959), Punt (1984) et Gaillard (1984) pour les Apiaceae.

Lorsque les grains étaient abîmés et la détermination impossible ceux-ci ont été classés dans le groupe des « Caryophyllaceae » ou des « Apiaceae ».

Le prélèvement du sédiment a été effectué à l'aide du carottier « russe ». La carotte a la même composition lithologique sur toute l'épaisseur du sondage : il s'agit d'une tourbe plus ou moins évoluée.

Tous les échantillons du sédiment et de surface ont subi un traitement d'acétolyse classique (Erdtman, 1936).

Pour chaque spectre, nous avons compté un minimum de 800 grains de pollen, nombre suffisamment élevé pour assurer une représentation statistiquement fiable, les Cyperaceae n'étant pas comptabilisées dans cette somme pollinique.

La saisie informatique des données et la réalisation des diagrammes ont été effectuées grâce au programme GPal3 (Goeury, 1992)

Pour comparer la pluie pollinique et les relevés, il a fallu transformer l'indice d'abondance-dominance pour le mettre en relation avec les fréquences polliniques relatives des taxons. Heim (1970) avait déjà abordé ce problème : il

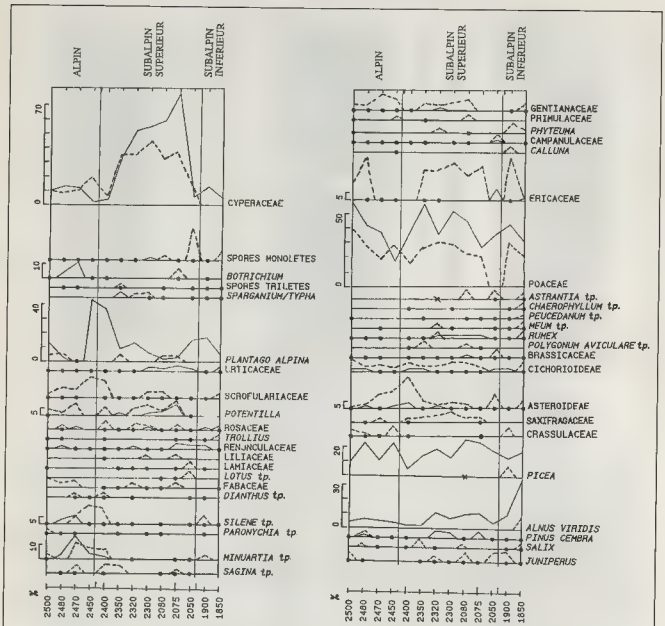


FIG. 3 - Diagramme pollinique de la végétation actuelle (—— •) et diagramme phytosociologique (- - - - - x).

Pollen diagram of present vegetation (—— •) and phytosociological diagram (- - - - - x).

avait calculé le recouvrement moyen pour chaque taxon, ce qui lui avait permis des corrélations avec les fréquences relatives des taxons présents dans la pluie pollinique et donc d'en évaluer la sur- ou sous- représentation par rapport à leur recouvrement. La démarche utilisée par HEIM est applicable aux seuls taxons arboréens qui sont déterminables au rang spécifique. Nous nous sommes intéressés aux P.N.A. dont le pollen est très rarement déterminé au niveau de l'espèce. Nous avons fait la somme des recouvrements des taxons d'une même famille ou d'un même genre lorsque le pollen pouvait être identifié au niveau des familles : Graminaceae, Cichorioideae, Asteroideae, Cyperaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae, Chenopodiaceae, etc. Les valeurs suivantes ont été données à l'indice d'abondance-dominance : + = 5 ; 1 = 10 ; 2 = 20 ; 3 = 30 ; 4 = 40 ; 5 = 50. Les productions différentes de pollen entre

taxons anémogames et entomogames n'ont pas été prises en compte, donc il ne faut pas considérer cette variable dans l'interprétation des résultats. Les valeurs obtenues ont été élaborées sous forme de fichier en GPal3, et les taxons ont été qualifiés avec des fréquences relatives « phytosociologiques ». C'est sur cette base qu'a été construit le diagramme phytosociologique qui, sur la figure 3, est superposé au diagramme de la pluie pollinique pour bien mettre en évidence la dispersion du pollen.

L'analyse des données a permis de créer un fichier de la pluie pollinique où apparaissent seulement les P.A. (Pollen Arboréen) qui sont présents dans les relevés (*Pinus cembra, Picea, Juniperus, Alnus viridis* et *Salix*) et toutes les herbacées. Nous avons sélectionné les taxons qui ont un pourcentage moyen significativement différent dans les étages alpin et subalpin (*Pinus cembra, Alnus viridis,* Ericaceae, Campanulaceae, Rosaceae, Urticaceae, spores monolètes et *Botrichium* tp.) et ceux que nous avons considérés écologiquement significatifs pour chaque étage (*Meum* tp., *Peucedanum* tp., *Chaerophyllum* tp., *Astrantia* tp., *Sagina* tp., *Minuartia* tp., *Paronychia* tp., *Silene* tp. et *Dianthus* tp.). Après la sélection, une A.C.P. a été réalisée sur ces 17 taxons. La matrice de corrélation entre les taxons de la pluie pollinique et ceux des relevés a été transformée en composantes principales (CP1 et CP2) (Fig. 4). Ensuite CP1 a été projeté (Guiot, 1991) sur les 33 niveaux de la séquence fossile afin de repérer les spectres fossiles les plus proches, pour leurs fréquences polliniques relatives, de ceux de l'actuel étage alpin.

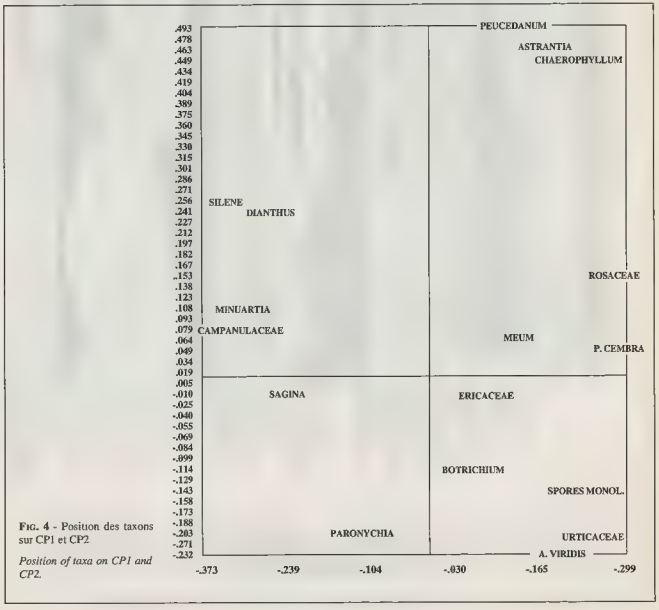


Fig. 4 - Position des taxons sur CP1 et CP2

Position of taxa on CP1 and CP2.

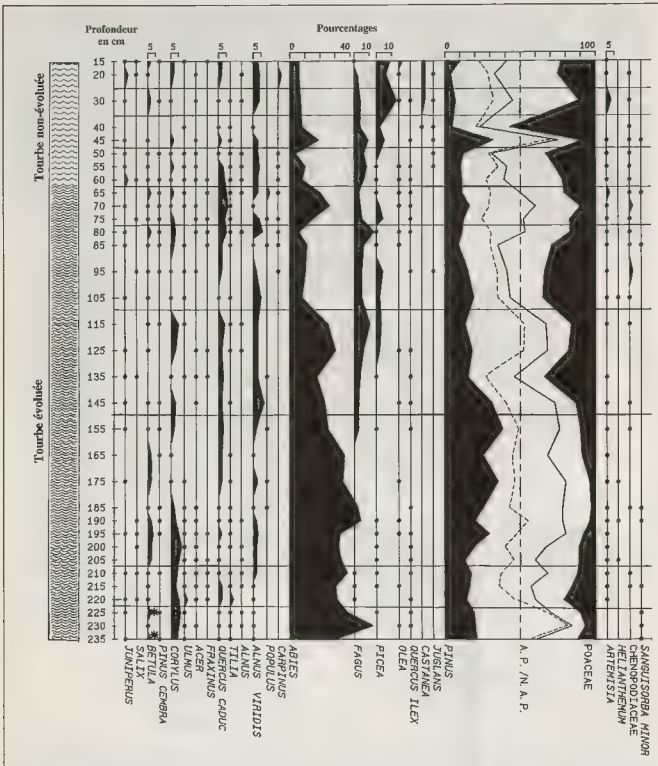


FIG. 5.- Spectre pollinique fossile. La courbe A.P./N.A.P. (—) inclue les Cyperaceae et (- - -) exclue les Cyperaceae de la somme totale. * indique la presence des macrorestes.

*Fossil pollen spectrum. A.P./N.A.P. ratio (——) Cyperaceae excluded and (- - -) Cyperaceae included in the total sum. Presence of macrofossils is indicated by **.*

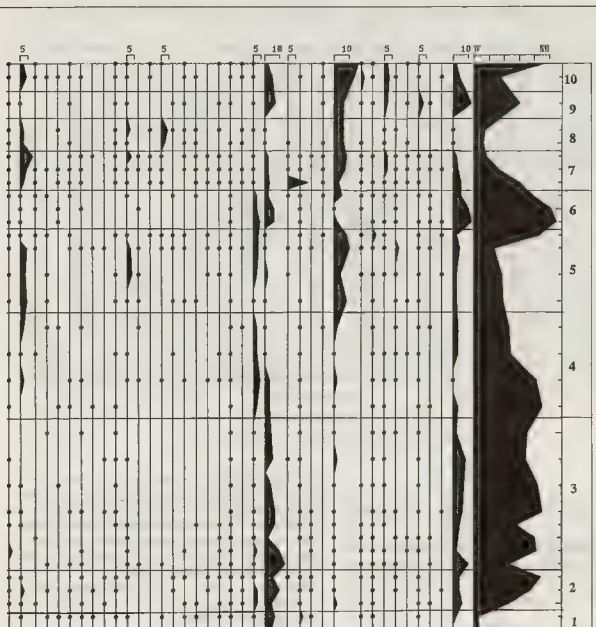


Fig. 5 (suite).– Spectre pollinique fossile. La courbe A P/N.A P. (——) inclue les Cyperaceae et (- - - -) exclue les Cyperaceae de la somme totale. * indique la presence des macrorestes.

Fossil pollen spectrum. A.P/N.A.P. ratio (—) Cyperaceae excluded and (- - - -) Cyperaceae included in the total sum. Presence of macrofossils is indicated by *.

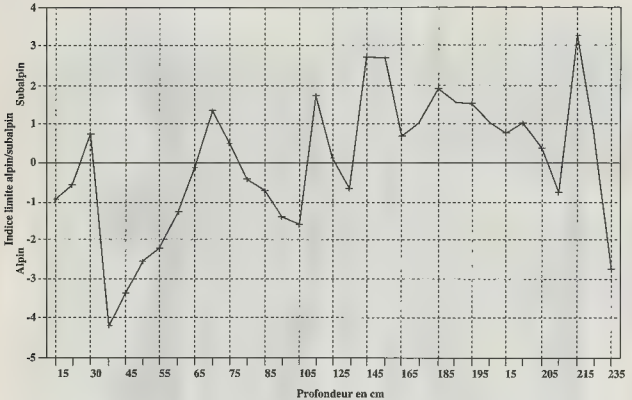


FIG. 6 - Courbe des variations de la limite alpin/subalpin depuis l'Atlantique.

Variations curve of the alpine/subalpine limit since the Atlantic.

RÉSULTATS

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION ACTUELLE

Les résultats obtenus pour la pluie pollinique actuelle (BRUGIAPAGLIA, 1992) sont représentés de manière simplifiée sur la figure 3. Dans ce diagramme nous avons pris en compte seulement les taxons arboréens qui croissent sur le plateau.

Les termes de sur-représentation et sous-représentation sont utilisés pour qualifier la relation entre relevés phytosociologiques et fréquences polliniques (HEIM, 1970).

A 1850 m, une aulnaie verte qui borde le cours de Riouperoux est bien représentée par la pluie pollinique d'*Alnus* ; sa fréquence diminue au fur et à mesure que l'on s'éloigne du cours d'eau.

Le subalpin supérieur est caractérisé par des landes à *Juniperus nana, Rhododendron ferrugineum, Vaccinium myrtillus* et *Vaccinium uliginosum* ; dans la pluie pollinique, ces espèces sont toujours sous-représentées. Le spectre de la figure 3 montre une augmentation du taux de *Pinus cembra* (4,5 %) et les fréquences relatives moyennes de *Picea* sont de 14,5 %. Parmi les taxons considérés comme marqueurs, les Apiaceae et les Caryophyllaceae ont un comportement différent en fonction de l'altitude. Tenant compte des faibles pourcentages de chaque taxon de la famille des Caryophyllaceae et des Apiaceae, nous avons calculé leurs fréquences polliniques relatives dans chaque étage de végétation. Pour les Apiaceae, nous avons obtenu les résultats suivants : dans l'alpin 9,5 %, dans le subalpin supérieur 51 % et dans le subalpin inférieur 39 %. Les Caryophyllaceae présentent les valeurs suivantes : alpin 77 %, subalpin supérieur 3 % et subalpin inférieur 27 %.

Dans la pluie pollinique, les Apiaceae et les Caryophyllaceae sont toujours sous-représentées, leur diffusion est très faible et leur présence dans le spectre témoigne de peuplements *in situ* ou très proches.

Ces résultats dans le spectre actuel démontrent une bonne corrélation entre la pluie pollinique de l'alpin et du subalpin avec les données phytosociologiques ; nous pourrons donc interpréter le spectre fossile à la lumière de ces conclusions.

Le résultat de l'A.C.P. effectuée sur les 17 taxons sélectionnés est présenté dans la figure 4. CP1 et CP2 expliquent respectivement 18 % et 16 % de la variance totale. La CP1 met en évidence d'une part, avec un signe négatif, les taxons herbacés suivants : *Silene, Minuartia, Sagina, Dianthus* et Campanulaceae qui apparaissent à

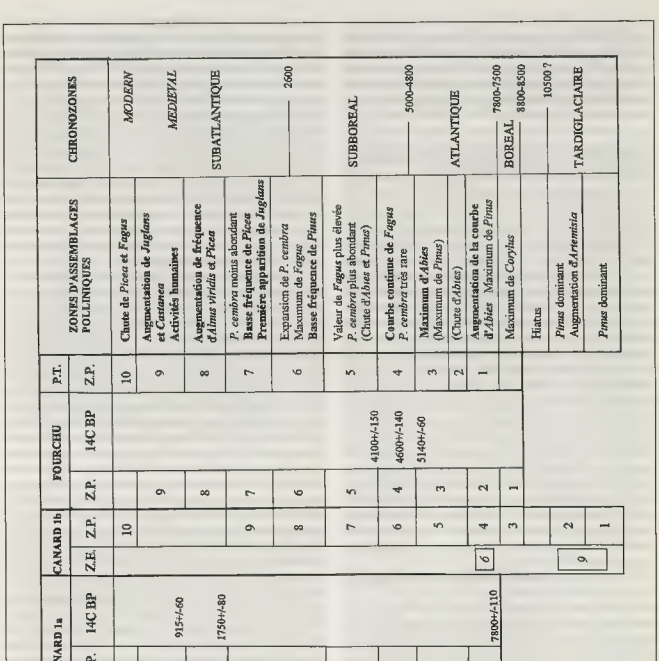


Tableau II - Le tableau met en evidence les zones polliniques en commun entre Fourchu, Canard 1a, Canard 1b et le Plateau du Taillefer (P.T.). En gras les événements polliniques communs aux quatres diagrammes; entre parenthèse les événements de P.T. Z.P.= Zones polliniques; Z.E.= Zones entomologiques (d'après Ponel *et al.*, 1992, modifié).

This table shows the pollen zones that are common to Fourchu, Canard 1a, Canard 1b and the Taillefer Plateau (P.T.). In bold type: pollen events common to the four diagrams; in bracket: P.T. events. Z.P.=pollen zones; Z.E.=entomological zones (from Ponel et al., 1992, modified).

l'étage alpin et d'autre part, avec un signe positif, tous les taxons de subalpin supérieur et inférieur. La deuxième composante regroupe tous les taxons qui appartiennent aux étages subalpin supérieur et inférieur dont nous n'avons pas interprété en détail la signification écologique, mais elle aussi semble être liée à la variation de l'altitude entre les deux étages

LA SÉQUENCE POLLINIQUE DE LA TOURBIERE ET L'ANALYSE STATISTIQUE DES DONNÉES

La séquence résulte du carottage effectué sur le plateau du Taillefer à 2075 m d'altitude ; elle compte 33 niveaux répartis sur 235 cm de profondeur (FIG. 5).

L'interprétation a été faite en s'appuyant sur les travaux de TESSIER *et al.* (1993), PONEL *et al.* (1992) relatifs aux lacs Canard et Fourchu, situés à seulement 1 km de notre sondage et à la même altitude, et sur les études régionales de COUTEAUX (1970, 1981, 1982, 1983a, 1983b) en Oisans et à l'Alpe d'Huez. Les travaux de WEGMÜLLER (1977), concernant la tourbière du lac Luitel, ont été pris en compte. Pour des comparaisons élargies nous avons consulté BEAULIEU (1977) pour les Alpes méridionales et CLERC (1988) pour les Alpes Dauphinoises. Ces comparaisons ont permis, en l'absence de datation absolue sur notre carotte, la subdivision du diagramme en trois zones polliniques locales (biozones), elles-mêmes replacées dans le contexte régional par comparaison à un ensemble de diagrammes polliniques datés par le ^{14}C (TAB. II).

La période Atlantique est comprise entre 235 et 155 cm, le Subboréal entre 155 et 65 cm et le Subatlantique entre 65 cm et la surface. Les premiers centimètres manquent car leurs prélèvements ont été rendus impossibles par la présence de racines

La période Atlantique est essentiellement marquée par l'apparition d'une tourbière qui devient de plus en plus stable et par une augmentation du taux de *Pinus* présent sur le plateau ; nous n'avons pas pu trouver de macrorestes, mais la présence de *Pinus* est bien attestée par les nombreux troncs trouvés aux lacs Canard et Fourchu (PONEL *et al.*, 1992 ; TESSIER *et al.*, 1993). Les macrorestes de *Betula* sp., trouvés à 225 cm et 235 cm de profondeur, témoignent de l'existence de quelques exemplaires de ce taxon précédant l'installation de *Pinus* comme l'ont suggéré les travaux de DAVID (1993) et FAUQUETTE (1993). Les taux élevés d'*Abies* (55 %) ne traduisent pas la présence sur place d'une sapinière : en effet, l'absence totale des macrorestes le confirme, mais le taux élevé de pollen de sapin pourrait indiquer la présence d'une sapinière très proche (subalpin inférieur) ou même de quelques individus isolés sur le plateau. Il faut néanmoins considérer que le bois d'*Abies* se conserve moins bien que celui des pins ; la présence de quelques aiguilles de sapin (PONEL *et al.*, 1992) peut être due soit à un apport d'une forêt toute proche soit à la présence sur place d'une sapinière. La présence actuelle d'un sapin rabougri entre les lacs Canard et Fourchu témoigne de la possibilité de l'installation locale de cette essence sur le plateau sans qu'elle puisse pour autant y prospérer réellement. Les prélèvements pédoanthracologiques (ROLANDO & THINON in DE BEAULIEU *et al.*, 1990) au niveau du lac Canard et du lac Fourchu ont démontré la présence de groupements à *Betula* en altitude (2100 m), à *Pinus uncinata* (2070 m) et à *Pinus cembra* (2060 m) ; mais *Abies* n'a jamais été déterminé. La période Atlantique est caractérisée par l'expansion régionale d'*Abies* au détriment de *Pinus* (COUTEAUX, 1983a). Il est donc probable que le taux élevé d'*Abies* sur le plateau soit dû à un apport de sapinières moins alticoles mais très proches.

La présence des taxons des pelouses (Gentianaceae, Rosaceae, *Artemisia*, Poaceae) fait imaginer une mosaïque de végétation autour de la tourbière. Les pollens de *Corylus* et *Quercus*, essences caducifoliées, proviennent de l'étage collinéen. La présence de quelques grains de pollen de *Fagus* et *Picea* traduit des apports à distance étant donné que ces deux essences, dans la région, étaient peu représentées à l'Atlantique. Les mêmes manifestations discrètes pour le pollen de *Fagus* ont été constatées par COUTEAUX à l'Alpe d'Huez (1981), aux Deux Alpes (1983c), au vallon de la Lavey (1983) et à la Muzelle (1982a), et par CLERC (1988) dans la plaine dauphinoise. En revanche le pollen de *Picea* a été trouvé pendant l'Atlantique par COUTEAUX (1983a) à la Muzelle.

Pendant le Subboréal débutent les courbes de *Fagus* puis de *Picea*, alors qu'*Abies* commence à diminuer. En fait ces deux nouvelles espèces, qui ont une large amplitude écologique, sont en concurrence avec le sapin. Le hêtre, plus sciaphile, va occuper l'étage montagnard et l'épicéa, plus exigeant en lumière, le subalpin inférieur qui jusqu'alors était dominé par le sapin

L'impact anthropique sur le plateau est témoigné par la présence de pollen de Céréales et de *Plantago*. Cette dernière espèce adaptée au piétinement indique que les prairies d'altitude deviennent de plus en plus riches en matières organiques sous l'influence du troupeau. PONEL (in PONEL *et al.*, 1992) trouve à ce niveau des insectes coprophages. La chute des Cyperaceae est due à un probable assèchement de la tourbière qui est envahie par des Cichorioideae, espèces en rosettes qui sont peut-être favorisées par le broutage et qui doivent appartenir au genre *Hieracium*. Actuellement sur le plateau poussent *Hieracium glaciale, H. pilosella* et *H. auricula*. Le rapport P.A./P.N.A. est légèrement en faveur des P.A. (53 %).

La dernière période, le Subatlantique, est annoncée par le début des courbes de *Juglans* et *Castanea* qui signent la période romaine. Le taux de P.A. est de 50 %.

Le graphique de la figure 6 présente le résultat de la projection de CP1 effectuée sur les 33 niveaux de la carotte. Les taxons de l'étage alpin ont un coefficient négatif et ceux de l'étage subalpin un coefficient positif. Les valeurs obtenues sont proportionnelles au caractère subalpin du spectre. Plus la valeur est négative, plus l'étage alpin s'est étendu vers les basses altitudes. Cette situation soulève un gros problème, car il est assez difficile d'accepter un abaissement à l'Holocène d'environ 300 m (différence entre l'actuelle localisation de l'alpin et celle du lieu du sondage) de l'étage alpin climatique. En effet on peut admettre, compte tenu de la constitution de la tourbière à cette époque, que les milieux pionniers environnant les pelouses étaient constitués d'espèces subalpines et alpines en mélange comme le cas est fréquent aujourd'hui. Les espèces responsables de cette variation sont *Silene* tp., *Dianthus* tp., *Minuartia* tp., *Sagina* tp. et les Campanulaceae dont les fréquences plus ou moins élevées ont influencé l'allure du graphique.

Les taxons marqueurs donnent des renseignements sur les variations de la limite alpin/subalpin depuis l'Atlantique. Il faut en chercher l'explication sont dans un changement climatique à l'Atlantique soit dans un impact anthropique au Subboréal sur le plateau du Taillefer. On doit aussi considérer que les variations de la végétation pendant le Boréal, non représenté ici, et l'Atlantique sont très difficiles à interpréter car elles sont influencées par des facteurs tels que la migration des espèces et l'évolution du sol (GAILLARD, 1985).

Le niveau 235 cm de notre diagramme se situe de façon nette dans l'alpin. Cela peut être dû à une contamination à l'Atlantique, en liaison avec des modifications climatiques, par les apports divers des milieux ouverts plus altitudes. Par ailleurs, si l'on considère le travail de BORTENSCHLAGER (1982), il y a une bonne correspondance entre les variations de la limite forestière dans les Alpes et les variations de notre limite alpin/subalpin. Le diagramme, qui doit débuter à peu près autour de 6000 B.P., est marqué par une forte phase froide qui durant cette période touche les Alpes occidentales (« Misoxer Kaltphasen » : ZOLLER, 1966) et orientales (oscillation de « Frosnitz » : PATZELT & BORTENSCHLAGER, 1973). On peut penser que cette phase froide correspond au pic observé à la profondeur de 220 cm et que la chute de la courbe à 235 cm est due à un effet de contamination de la base de la carotte dont il a été question plus haut.

La phase chaude qui lui succéda a été aussi mise en évidence par BORTENSCHLAGER (1982). Même si dans ce niveau nous avons *Minuartia, Silene* et *Dianthus,* cela n'empêche pas que cette zonation soit de type subalpin car les fréquences relatives des taxons qui sont dans la partie positive de CP1 ont les poids les plus élevés.

La date 4600 +/- 140 B.P., obtenue en s'appuyant sur les diagrammes déjà publiés pour le Taillefer, permet d'individualiser une autre phase froide en accord avec BORTENSCHLAGER (1982) et qui peut correspondre au « Piora oscillation » (ZOLLER, 1960) et au « Rotmoos oscillation » (PATZELT & BORTENSCHLAGER, 1973) respectivement observés dans les Alpes occidentales et orientales.

Dans notre diagramme le Subboréal est caractérisé par deux phases froides, à 145 e 105 cm de profondeur, qui peuvent correspondre respectivement à Goschener 1 et à Göschener 2.

La chute de la courbe entre 70 cm et 45 cm peut être due à une aggravation climatique. En effet, on peut noter qu'au niveau du lac Canard (1a), dans la même séquence Subatlantique, PONEL (in PONEL *et al.*, 1992) a identifié *Helophorus glacialis*, insecte adapté à un long enneigement et actuellement localisé dans l'étage alpin. Cette zone est datée du 1750 +/- 80 B.P.

Nous avons attribué le pic très net enregistré à 40 cm de profondeur au Petit Age Glaciaire qui a intéressé l'Europe entre 1700 B.C. et 1800 B.C. Après cette période froide, il y a eu une remontée de la végétation subalpine en altitude ; la forte utilisation du plateau par le pâturage a ralenti jusqu'à présent une véritable restauration de la végétation subalpine arborée, même si on a pu noter la présence d'un sapin rabougri sur le plateau, mais l'état lamentable de ce sapin est plutôt une contre démonstration.

Pour ce qui concerne la période actuelle, l'activité anthropique est sans doute le facteur le plus important pour les variations de la limite alpin/subalpin.

Le petit ruisseau qui alimente la tourbière peut aussi véhiculer du pollen et, dans le cas de cette hypothèse, un abaissement moins important de l'étage alpin aurait rapproché les pelouses de l'étage alpin au subalpin.

CONCLUSION

Cette étude confirme l'intérêt du choix de situation d'interface comme la charnière alpin-subalpin pour mettre en évidence des variations climatiques (températures, précipitations, humidité). Il a été possible d'évaluer les variations de l'étage alpin pendant l'Holocène moyen et récent.

L'étude de la végétation actuelle dans les étages subalpin inférieur, subalpin supérieur et alpin souligne une différence significative de la distribution des genres appartenant aux Caryophyllaceae et aux Apiaceae en rapport avec l'étagement de la végétation. Les Caryophyllaceae étudiées (surtout *Minuartia, Dianthus* et *Silene*) sont typiques de l'alpin. Les Apiaceae font leur apparition au dessous de 2320 m avec *Meum* et *Astrantia*. Cette séquence est très bien respectée dans la pluie pollinique où la limite entre alpin et subalpin supérieur est marquée par une remontée du taux des Caryophyllaceae et une chute de celui des Apiaceae.

La présence de *Pinus uncinata* et *Betula* sur le plateau est attestée par d'abondants macrorestes qui ont été trouvés dans les tourbières des lacs Fourchu et Canard.

La carotte que nous avons prélevée n'a pas livré de macrorestes sauf deux morceaux de bois de *Betula* sp., qui témoignent de la présence de quelques arbres pionniers seulement pendant un bref épisode ; ce qui démontre qu'il ne faut pas considérer la limite supérieure des forêts comme une ligne tracée au cordeau et située à une altitude précise, mais plutôt comme une zone où des facteurs édaphiques locaux et les aléas climatiques (avalanche, chablis) pas toujours faciles à reconnaître aujourd'hui ont pu engendrer des mosaïques de végétations différentes. Tout semble indiquer qu'à altitude égale le site de Canard se trouvait à l'Atlantique et au Subboréal au sein d'un boisement assez dense de *Pinus uncinata* alors que la périphérie des zones au voisinage du sondage était constituée de pelouses subalpines infiltrées d'espèces alpines. Cette mosaïque naturelle de systèmes prairiaux et arborés semble donc établie antérieurement à une éventuelle parcellisation anthropique.

La figure 6a montré que la base du Subatlantique présente des spectres proches de ceux de l'étage alpin, ce qui indiquerait pour cette zone, si l'on s'en tient à une explication brute, un abaissement d'étage de 300 m vis-à-vis de l'étage actuel, ce qui est difficilement acceptable. Cependant, cette donnée va dans le même sens que certains résultats de la paléoentomologie (PONEL *et al.*, 1992). Il semble en fait qu'à cette période, la constitution de la tourbière ait pu représenter un milieu favorable à la colonisation d'espèces pionnières alpines, ce qui s'observe très souvent aujourd'hui lorsque des milieux subalpins perturbés sont recolonisés par des espèces alpines.

Les faibles fréquences d'Ericaceae, qui sont toujours sous-représentées, ne nous renseignent pas sur la recolonisation du plateau par des espèces de l'étage subalpin supérieur.

Ces fluctuations climatiques influencent aussi l'étage collinéen dont nous ne pouvons pas estimer la structuration car l'image pollinique du collinéen est très faible. En tout cas, dans les niveaux de profondeur 75, 80, 85, 115, 125, 145, 195, 225 cm il existe une correspondance entre les courbes de *Quercus* caducifolié, de *Corylus* et les fluctuations enregistrées par la courbe dans la figure 6 ; en effet les fréquences relatives de ces deux taxons augmentent dans les périodes plus chaudes.

La limite de cette recherche réside dans le fait que pour confirmer nos conclusions il faudra appliquer la méthode à d'autres sites ayant les mêmes caractéristiques, mais surtout dans le fait que nous ne pouvons pas quantifier numériquement avec certitude la réelle variation de l'étage alpin. En effet, la distribution des végétaux dans les zones «de combat» est influencée de manière plus au moins forte par la topographie, le sol et surtout par l'homme, dont l'action sur les hautes montagnes des Alpes françaises débute à l'âge du bronze selon WEGMÜLLER (1977) et BEAULIEU (1977) tandis que FAUQUETTE (1993) place une accélération des activités anthropiques à l'époque romaine.

Dans tous les cas l'analyse pollinique, souvent orientée en fonction des taxons arboréens, peut efficacement contribuer à l'étude des variations de limite entre les étages de végétation pendant l'Holocène à condition de dépasser les méthodes traditionnelles et de se lancer dans une étude plus fouillée des cortèges de taxons non arboréens en utilisant les informations écologiques qu'apportent les espèces végétales dans les communautés actuelles.

REMERCIEMENTS

NOUS remercions M. J.-L. de BEAULIEU, directeur du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, pour le prélèvement sur le terrain, et aussi pour la lecture critique du manuscrit, M. J. GUIOT pour l'aide fondamentale dans les traitements statistiques, le Ministère de l'Environnement-Comité « Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel »- pour avoir subventionné le programme « Histoire, évolution et dynamique des limites supraforestieres en relation avec les changements climatiques et l'action de l'homme » et la Faculté d'Agronomie de l'Université d'Ancona pour avoir financé le séjour de Elisabetta BRUGIAPAGLIA au L.B.H.P

BIBLIOGRAPHIE

ARQUILLIERE, S., 1986 – *Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicéa (Picea abies L. Karsten) dans une zone de combat subalpin - massif du Taillefer, Alpes dauphinoises.* Thèse 3ème cycle, Grenoble : 258 p.

BEAULIEU, J.-L. DE, 1977. *Contribution pollenanalytique à l'histoire Tardiglaciaire de la végétation des Alpes méridionales françaises* Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III : 358 p., 29 fig., 39 diag.h.t.

BEAULIEU, J.-L. DE, EDOUARD, J.L., PONEL, P., ROLANDO, C., TESSIER, L., THINON, M. & THOMAS, A., 1990.– Timber Line and Human Impact in the French Alps. The State of the Art and Research Programs. *PACT*, 31 : 63-80.

BORTENSCHLAGER, S., 1982.– Chronostratigraphic subdivision of the Holocene in the Alps. *Striae*, 16 : 75-79

BRAUN BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie* 3 Aufl. Wien

BRUGIAPAGLIA, E., 1992.– *Contribution de l'analyse pollinique à la connaissance des variations de la limite supérieure des forêts dans le massif du Taillefer (Isère, France).* D.E.A., Université d'Aix-Marseille III : 27 p.,7 fig., 5 diag.

CERCEAU, M.-T., 1959.– Clé de détermination d'Ombellifères de France et d'Afrique du Nord d'après leurs grains de pollen. *Pollen et Spores*, 1 (2) : 145-190

CLERC, J., 1988 – *Recherches pollenanalytiques sur la paléoécologie Tardiglaciaire et Holocène du Bas-Dauphiné.* Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III : 179 p.

COUTEAUX, M., 1970.– Documents nouveaux pour l'histoire holocène de la végétation en Oisans. *Doc. Cart. Végét. Alpes*, 8 : 115-129.

COUTEAUX, M., 1981.– Caractérisation pollenanalytique en Oisans des milieux forestiers et des milieux supraforestiers dans l'actuel et dans

le passé. *Actes du Colloque de Perpignan, 16.4.1981 : La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil* : 139-159.
COUTEAUX, M., 1982.– Recherches pollenanalytiques en Oisans : le plateau de Brandes (Alpes d'Huez, Isère, France). *Bull Soc. Roy. Bot. Belg.*, 115 : 91-106
COUTEAUX, M., 1983a.– Fluctuations glaciaires de la fin du Wurm dans les Alpes françaises, établies par les analyses polliniques. *Boreas*, 12 : 35-56
COUTEAUX, M., 1983b.– La déglaciation du vallon de la Lavey (vallée de Venéon, massif des Ecrins (Isère, France). *Soc. Hydrotec. France Sec. glaciol., Grenoble* : 1-13.
COUTEAUX, M., 1983c.– Géomorphologie et évolution phytogéographique tardiglaciaire et holocène aux Deux-Alpes (Isère, France) : contribution pollenanalytique *Rev. Geogr. Alp.*, 71(2) : 143-163
DAVID, R., 1993.– *Evolutions de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du nord depuis la fin des temps glaciaires.* Thèse Université Aix-Marseille III
ERDTMAN, G., 1936.– New methods in pollenanalysis. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 30 (2) : 154-164.
FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1975.– Textbook of pollen analysis. Blackwell scientific pubblications, 3é edit. . 295 p.
FAUQUETTE, S., 1993.– Histoire de la végétation forestier et fluctuations de la «timberline»dans un site du Briançonnais (Hautes-Alpes, France) : étude paléoécologique (pollen et macrorestes) du lac de Cristol. *Palynosciences* (sous presse).
GAILLARD, M.-J., 1984.– Etude palynologique de l'evolution Tardi et Postglaciaire de la végétation du Moyen-Pays Romand (Suisse). *Diss. Bot.*, 77 : 1-322.
GAILLARD, M.-J., 1985.– Late-glacial and Holocene environments of some ancient lakes in the western Swiss plateau. *Diss. Bot.* 87 : 273-336
GOEURY, C., 1992 – Gpal3, a program for pollen data management including displaying and correlation. *8th international palynological congress, Aix-en-Provence, septembre 6-12.* A paraître.
GUIOT, J., 1991 – *Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology. Quantification des changements climatiques Methodes et programmes : monographie n°1.* I.N.S.U. P.N.E.D.C., C.U.A. : 258 p
HEIM, J., 1970.– *Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale.* Thèse Louvain : 181 p.
MOORE, P.D., WEBB, J.A. & COLLINSON, M.E., 1991 – *Pollen analysis.* Second edition. Blackwell scientific pubblication : 216 p
OZENDA, P., TONNEL, A. & VIGNY, F., 1968.– Feuille de Vizille (XXXIII - 35). *Doc Cart. Végét Alpes*, 6 : 71 87.
PATZELT, G. & BORTENSCHLAGER, S., 1973.– Die postglazialen Gletscher und Klimaschwankungen in der Venedigergruppe (Hohe Tauern, Ostalpen). *Z. Geomorph. N. F.*, 16 : 25 72
PAUTOU, G., CADEL, G. & GIREL, J., 1992.– Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogeographique des Alpes. *Rev. Ecol Alp.*, 1 : 23-43.
PONEL, P., BEAULIEU, J.-L. DE & TOBOLSKI, K., 1992.– Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alpes : a study of pollen, plant macrofossils and fossil insects. *The Holocene*, 2 (2) : 117-130.
PUNT, W., 1984.– Umbelliferae. *In* : PUNT, W. & CLARKE, G.C.S. (eds.), *The northwest European Pollen Flora, IV.* Elsevier : 155-369
TESSIER, L., BEAULIEU, J.-L. DE, COUTEAUX, M., EDOUARD, J.L., PONEL, P., ROLANDO, C., THINON, M., THOMAS, A. & TOBOLSKI, K., 1993.– Holocene paleoenvironments at the timberline in the French Alps - a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22 : 244 254.
WEGMULLER, S., 1977.– *Pollenanalytische Untersuchungen zur spat- und postglazialen Vegetationsgeschichte der franzosischen Alpen (Dauphiné).* Verlag Paul Haupt Bern : 185 p.
ZOLLER, H., 1960 – Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte der insubrischen Schweiz. *Denkschr.-Schweiz.Naturf Ges.*, 83 2.
ZOLLER, H., 1966.– Postglaziale Gletscherstände und Klimaschwankungen im Gotthardmassiv und Vorderrheingebiet. *Verhandl Naturf. Ges.*, 77 (2) : 97-164

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This work is an attempt to determine variations in the upper limits of the alpine and subalpine belts during the Holocene on the basis of the pollen taxa that are considered as ecological indicators for each belt

The study is based on two hypotheses : 1) The supraforest associations that grow today on the Taillefer plateau have not changed since the beginning of the Holocene. The charateristic taxa that compose them were already present, although with different coverage and altitudinal distribution. 2) The pollen dispersal of the herbaceous taxa studied (Caryophyllaceae and Apiaceae) is low and the presence of these taxa in a spectrum is therefore a testimony to their existence during the historical times.

A surface transect was effected between 1850 m and 2500 m altitude, and a phytosociological record obtained from each moss sampling area. A 235 cm deep boring was made at 2075 m altitude.

The following taxa are considered as ecological indicators for the alpine and subalpine belts : *Alsine recurva* = *Minuartia recurva* (All.)Schinz et Th , *Minuartia laricifolia* (L.) Crantz, *Minuartia sedoides* Hiern., *Silene rupestris* L., *Silene nutans* L., *Silene exscapa* All., *Paronychia polygonifolia* (Vill.)DC, *Dianthus neglectus* Loisel., and *Sagina repens* Burnat. among the Caryophyllaceae, *Astrantia minor* L., *Astrantia major* L., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Meum athamanticum* Jacq., and *Peucedanum ostruthium* (L.)Koch among the Apiaceae

The following pollen types were determined under the microscope : *Sagina* tp., *Minuartia* tp., *Paronychia* tp., *Silene* tp., *Dianthus* tp., *Cerastium* tp., *Meum* tp , *Peucedanum* tp., *Astrantia* tp., *Sanicula* tp , *Eryngium* tp., and *Chaerophyllum* tp.

A group of taxa has been defined, including both ecologically significant taxa and taxa whose mean pollen percentage is significantly different in the alpine and the subalpine belts. A Principal Component Analysis of these taxa has been made.

The pollen dispersal of each taxon has been analysed on the basis of both a phytosociological diagram and a pollen rain diagram.

The P.C.A enabled us to define two components. The first component (PC1) differentiates with a negative sign the taxa that belong to the alpine belt and with a positive sign those belonging to the upper and lower subalpine belt. The relative frequences of the taxa distinguished by the first component were compared to the relative frequences of the same taxa present in the fossil spectrum derived from each of the 33 levels defined in the core.

The curve obtained by projecting CP1 on each of the 33 levels shows that the negative values are the higher as the alpine belt extended down at lower altitude.

This result raises a problem because it seems difficult to accept for the alpine belt a retraction of about 300 m during the Holocene (distance between its present lower limit and the boring). At the time of the peat-bog formation the pioneer vegetation around grassland consisted of both subalpine and alpine species as is frequent today.

Five cold phases can be distinguished (Misoxer Kalphase, Piora oscillation, Göschener 1, Göschener 2 and Little Ice Age), in agreement with BORTENSCHLAGER's results (1982), but in the absence of absolute datings no sure correspondence can be established.

The little river that feeds the peat-bog may also have transported pollen. In that case, the retraction of the alpine belt would have been

less important than supposed, and hence the alpine belt grassland with *Minuartia* and *Dianthus* would have been closer to the subalpine belt.

Further investigations should therefore be made and this approach be applied to other sites in the Alps. In particular, a more detailed analysis of herbaceous taxa associations should be conducted on the basis of ecological information derived from modern plant communities.

ANNEXE
Sporadiques de la figure 5 (fréquence relative < 1%).

Niveau 15 : *Viscum*, *Calluna*, Primulaceae , niveau 20 . *Filipendula*, *Mercurialis*, *Centaurea*, *Saxifraga oppositifolia* tp., Liliaceae , niveau 30 : *Polygonum aviculare* tp., Primulaceae ; niveau 40 : *Ilex aquifolium*; niveau 45 : *Hedera*, Crassulaceae , niveau 50 . Liliaceae, *Menyanthes*, *Therium* ; niveau 55 : *Saxifraga oppositifolia* tp , *Menyanthes*, *Ilex aquifolium*; niveau 60 : Violaceae, *Polygonum aviculare* tp , *Saxifraga oppositifolia* tp., Primulaceae. Liliaceae, *Alchemilla*, *Menyanthes* ; niveau 65 . *Centaurea*, Geraniaceae, Primulaceae, Liliaceae, *Parnassia*, niveau 70 *Saxifraga oppositifolia* tp. , niveau 75 . Crassulaceae, *Menyanthes*, *Calligonum* , niveau 80 : Dipsacaceae ; niveau 85 . Crassulaceae, *Ephedra*, *Sedum* ; niveau 115 : *Saxifraga oppositifolia* tp , Liliaceae , niveau 135 : Liliaceae, *Alchemilla*, *Sanicula* tp., *Myriophyllum* ; niveau 155 · *Polygonum aviculare* tp., *Saxifraga oppositifolia* tp. , niveau 165 · *Centaurea*, niveau 175 Geraniaceae , niveau 185 · *Thalictrum* ; niveau 190 . Liliaceae, *Alchemilla*, niveau 195 Primulaceae, *Thalictrum* ; niveau 200 · Liliaceae ; niveau 205 . Euphorbiaceae, *Polygonum aviculare* tp , niveau 210 : *Hedera*, *Polygonum persicaria* tp , Dipsacaceae, *Saxifraga oppositifolia* tp., Liliaceae ; niveau 220· Primulaceae ; niveau 225 : Crassulaceae , niveau 230 Geraniaceae, *Empetrum* , niveau 235 . Geraniaceae, Primulaceae, Liliaceae, Papaveraceae, *Linum*, *Potamogeton*.

Ecologie, t. 25 (3) 1994 : 173-188

CYCLE SAISONNIER ET PRODUCTION NETTE DE LA MATIÈRE VÉGÉTALE HERBACÉE EN SAVANES SOUDANIENNES PÂTURÉES

Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso)*

Anne Fournier

ORSTOM, (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), 01 BP 171 Bobo-Dioulasso, BURKINA FASO

SUMMARY
(original scientific paper)

Seasonal cycle and net primary production of herbaceous vegetation in grazed Sudanian savannas. The fallows of Bondoukuy region (Burkina Faso)

Data on net annual primary production and on seasonal evolution of herb layer above-ground phytomass of five facies of Sudanian fallow in 1992 are given. Phytomass figures collected in the plots protected from domestic cattle are compared with those from adjacent grazed plots. Phytomasses and productions are also compared with data collected in natural savannas free from domestic cattle. Productions (3,69 to 9,61 t/ha/year) and potential maxima of phytomasses (2,79 to 7,02 t/ha) are equivalent to those of natural savannas, cattle intake reaches 10 to 50 % of the maximum epigeous phytomass, that is 4 to 40 % of the annual potential epigeous production.

KEY WORDS : Biomass - Net primary production - Forage - Sudanian savanna - Fallow-land - Grazing-land.

RÉSUMÉ
(article original)

Des données sur la production primaire annuelle nette et sur l'évolution saisonnière de la phytomasse épigée de la strate herbacée de cinq faciès de jachère soudanienne en 1992 sont présentées. Les valeurs de phytomasse réunies dans des parcelles protégées des troupeaux sont comparées à celles obtenues dans des témoins adjacents soumis au pâturage. Phytomasses et productions sont par ailleurs comparées à des données réunies dans des savanes naturelles non fréquentées par les troupeaux domestiques. Les productions (3,69 à 9,61 t/ha/an) et les phytomasses maximales (2,79 à 7,02 t/ha) potentielles sont comparables à celles des sites naturels, le prélèvement par les troupeaux atteint 10 à 50 % de la phytomasse épigée maximale soit 4 à 40 % de la production épigée potentielle.

MOTS CLÉS : Biomasse - Production primaire nette - Fourrages - Savane soudanienne - Jachère - Pâturages.

INTRODUCTION

Comme la plupart des milieux soudaniens, les savanes de la région de Bondoukuy sont fortement marquées par les activités humaines. La majorité des sites sont cultivés ou l'ont été, tandis que des troupeaux (principalement de bovins) pâturent dans les zones libres de champs. La végétation subit ainsi une forte pression. On peut estimer la densité de population de la région à environ 30 habitants par km² et celle des troupeaux à environ 15 têtes de bétail par km² (Kiéma, 1992). Le présent travail évalue la production primaire de quelques sites et compare le disponible fourrager potentiel (en l'absence de prélèvement par les animaux) au disponible fourrager réel.

MILIEUX ET MÉTHODES

LE MILIEU NATUREL

La région de Bondoukuy appartient à l'unité phytogéographique que White (1986) dénomme « centre d'endémisme soudanien » ; elle se situe à la limite entre la « forêt claire indifférenciée soudanienne » au nord et la « forêt claire soudanienne à *Isoberlinia doka* » au sud. La végétation naturelle et semi-naturelle la plus répandue et la plus caractéristique de ces régions est actuellement une forêt claire. Les paysages sont cependant dominés par des champs sous parc arboré, principalement à Karité *(Butyrospermum paradoxum)*, et par les jachères de différents âges au couvert ligneux variable.

*Manuscrit reçu le 23 septembre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 22 novembre 1994

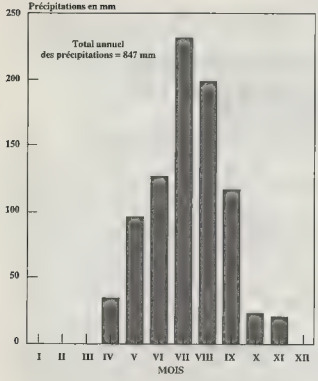


FIG. 1.– Pluviosité à Bondoukuy (Burkina Faso) en 1992.
Rainfall in Bondoukuy (Burkina Faso) in 1992.

La flore des savanes de la région de Bondoukuy est marquée par une forte pression anthropique, que traduit la pénétration d'éléments de zones plus sèches. La richesse spécifique des peuplements ligneux est proche de celle d'autres sites soudaniens, tant globalement (environ 84 espèces) qu'à l'échelle de la station homogène (37 espèces en moyenne). La richesse spécifique totale des peuplements d'herbes de Bondoukuy est semblable à celle des autres sites soudaniens (179). La faible richesse stationnelle en herbes (20 en moyenne) de ce site l'apparente aux stations nord-soudaniennes, ce qui traduit une forte anthropisation (DEVINEAU, FOURNIER & KALOGA, à paraître).

Entre la localité de Bondoukuy et le cours d'eau Mouhoun (ex Volta Noire) le paysage peut se subdiviser schématiquement en deux grands ensembles. Le « plateau de Bondoukuy », sur sols sableux ou sablo-argileux, est la zone de l'ancien terroir des populations autochtones bwaba pratiquant une agriculture à jachères longues. Les formations végétales, principalement des jachères, sont diversifiées, depuis les milieux herbeux récemment abandonnés jusqu'aux milieux jamais cultivés sur collines et bowals. Le «bas-glacis», proche du Mouhoun, sur sols argileux hydromorphes a été mis en culture plus récemment, principalement par les migrants mossi. L'ensemble de la surface y est aménagée en « openfield » sans jachère, ou avec des jachères courtes. La végétation des zones non cultivées y est assez pauvre et homogène. Les premiers travaux décrivant les groupements végétaux de la région sont ceux de KIÉMA (1992), OUÉDRAOGO (1993), DJIMADOUM (1993), ZABRÉ (1993), DIALLO (à paraître) et DEVINEAU, FOURNIER & KALOGA (à paraître).

Le climat de cette région se caractérise par une pluviosité annuelle moyenne de 728,4 mm (d'après les données du Centre régional de promotion agropastorale pour la province du Mouhoun, pendant la décennie 1971-1980). A une saison sèche de sept à huit mois, d'abord fraîche de novembre à février puis chaude de mars à juin, succède une saison des pluies de mi-mai à mi-octobre. En 1992, le total des pluies a été de 847 mm avec un maximum en juillet (FIG. 1).

LES SITES D'ÉTUDE

Cinq points d'étude ont été choisis aux alentours de l'agglomération de Bondoukuy ; ils correspondent à des situations bien tranchées, représentatives des formations végétales de la région. Des informations sur l'âge des jachères et sur leur passé cultural ont été obtenues par enquête auprès des exploitants.

***Site 1 : jeune jachère à* Dactyloctenium aegyptium *et* Eragrostis tremula.**– Il s'agit d'une jeune jachère de trois ans issue d'une première mise en culture du milieu. Le cultivateur mossi qui exploitait cette parcelle en mil et coton l'a abandonnée après 6 ans à cause de la nuisance du parasite *Striga hermontheca*. Le sol, profond de plus d'un mètre, est sableux en surface mais les horizons inférieurs sont argileux ou argilo-sableux, les gravillons sont absents de l'ensemble du profil. La strate ligneuse, réduite à des rejets de souche lors de la mise en place de la clôture, est relativement riche. Elle comprend une douzaine d'espèces dont *Annona senegalensis* et le Karité *Butyrospermum paradoxum*, conservé lors de la phase de culture. La strate herbacée est dominée par les graminées annuelles *Dactyloctenium aegyptium* et *Eragrostis tremula.*

***Site 2 : Jachère à* Loudetia togoensis *et* Andropogon pseudapricus.**– Ce site a subi une première mise en culture par un cultivateur bwaba pendant une dizaine d'années (petit mil, maïs, coton, sorgho). L'abandon de la parcelle depuis huit ans environ est lié à la présence du parasite *Striga hermontheca.* Le sol est relativement profond (plus de 75 cm), il s'enrichit en gravillons depuis la surface (10 %) vers la profondeur (70 %). Sa teneur en argile, faible en surface, devient importante dès 20 cm et des signes d'hydromorphie (taches) apparaissent vers 50 cm. La strate ligneuse présente une structure de parc, typique de la région soudanienne : il ne subsiste que quelques grands individus de Karité *(Butyrospermum paradoxum)* et de Néré *(Parkia biglobosa)*, épargnés lors du défrichement. Le recouvrement des couronnes de ces quelques ligneux n'excède pas 10 %. La strate herbacée est dominée par les graminées annuelles

Andropogon pseudapricus et *Loudetia togoensis*. Ce site se localise à une vingtaine de kilomètres de l'agglomération de Bondoukuy dans la zone de l'« openfield ».

***Site 3 : jachère à* Borreria radiata**.– Cette jachère de 4 ans est une ancienne culture sous parc à Karité (*Butyrospermum paradoxum*). Le milieu, dont ce n'était pas la première mise en culture, a été utilisé par son dernier exploitant bwaba pour produire du petit mil, du coton et des pois de terre. Le site a été abandonné parce que le sol était considéré comme « fatigué » et que les rendements étaient bas. Le sol est profond (plus d'un mètre), sans gravillon ; sableux en surface et jusque vers 50 cm, il devient argileux en profondeur. La strate ligneuse, pratiquement réduite au Karité, atteint 10 % de recouvrement des couronnes. La strate herbacée est dominée par des espèces annuelles, les phorbes *Borreria radiata* et *Cassia mimosoides* et les graminées *Loudetia togoensis* et *Ctenium elegans*. La parcelle se situe juste à la sortie de la localité de Bondoukuy.

***Site 4 : jachère à* Andropogon gayanus**.– Il s'agit d'une jachère arbustive d'une dizaine d'années en bonne voie de reconstitution. Après dix ans de culture en sorgho, petit mil, maïs et arachide, son exploitant bwaba l'a abandonnée à cause de l'abondance des adventices et du parasite *Striga hermontheca*. Le sol profond, sableux jusqu'à 10 cm, devient argilo-sableux vers 50 cm puis argileux au-delà. La présence de taches blanches et rouges vers 50 cm marque le caractère hydromorphe du sol. La strate ligneuse est dominée par *Terminalia avicennioides*, avec un recouvrement des couronnes d'environ 25 %. La strate herbacée est dominée par la graminée pérenne typique des jachères d'âge moyen, *Andropogon gayanus* ; le recouvrement basal des espèces pérennes est moyen : il atteint 3 à 4 %. Le site est distant d'environ 6 km de la ville.

***Site 5 : savane à* Andropogon ascinodis**.– D'après les enquêtes, ce site est probablement une vieille jachère de plus de 20 ans ou 30 ans, peut-être n'a-t-il même jamais été cultivé. Ce milieu arbustif bien reconstitué sur sol gravillonnaire est dominé par les graminées *Andropogon ascinodis* et *Loudetia togoensis*. Son sol est peu profond, un horizon induré se rencontre à une profondeur variable, voisine de 40 cm. La teneur en gravillons est forte, surtout en surface (50 %) ; tout le profil au-dessus de la cuirasse est sablo-argileux. La strate ligneuse, composée principalement de *Butyrospermum paradoxum*, de *Pteleopsis suberosa* et de *Terminalia avicennioides* est assez variée ; le recouvrement des couronnes atteint environ 50 %. La strate herbacée est dominée par la graminée pérenne *Andropogon ascinodis*, le recouvrement basal des pérennes est important puisqu'il atteint plus de 8 %. Le site se localise sur le plateau de Bondoukuy à une distance d'environ 4 km de l'agglomération.

LES MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION

Effet du pâturage

Dans chacun de ces cinq sites, une surface de 2500 m² a été mise en défens en mars 1992 par la pose d'un grillage. Autour de ces enclos, les troupeaux pâturent normalement et les populations continuent d'effectuer les divers prélèvements (bois de feu et de construction, pailles pour les toits...) qui correspondent à leur utilisation habituelle du milieu. Chaque site comprend donc une zone normalement exploitée et une zone protégée. Aucun dispositif n'a été mis en place pour modifier le passage des feux de brousse qui parcourent donc ou non les deux zones de la même façon. D'après les premières observations et les informations données par les villageois, la majorité des formations herbacées de Bondoukuy brûle chaque année, comme d'ailleurs celles de toute la région (KIÉMA, 1993).

Evaluation du disponible fourrager

La variation saisonnière du disponible fourrager au cours de la période mai-décembre 1992 été suivie par deux méthodes complémentaires.

1) Quelques évaluations de biomasses ont été faites par la méthode « de la récolte intégrale » (voir par exemple FOURNIER, 1991). Sûre mais coûteuse en temps et en main-d'œuvre, cette méthode a l'inconvénient d'être destructrice ; elle sert ici de référence. La matière végétale est prélevée au ras du sol sur 20 placeaux carrés d'un mètre de côté. C'est dans le seul site 4, la jachère à *Andropogon gayanus*, que cette mesure a été réalisée à un rythme mensuel entre avril et décembre. Sauf en octobre, où le tri n'a été fait que sur cinq placeaux, biomasse (matière vivante) et nécromasse (matière morte) ont été séparées pour chacun des 20 placeaux. Dans la jachère herbeuse (site 2), la mesure a été effectuée à deux reprises en septembre et octobre, avec tri sur respectivement 4 et 5 placeaux. Dans les autres milieux, une unique mesure a également été effectuée en octobre, avec tri sur 5 placeaux. Après un séchage préliminaire par exposition au soleil, les échantillons sont placés une nuit à l'étuve à fourrage à 105 °C avant pesée. Toutes les valeurs présentées correspondent à des poids de matière sèche.

2) En complément des récoltes, la mesure du biovolume de la strate herbacée est réalisée par la méthode des points-contacts à l'aide d'une fine aiguille descendue dans la végétation à intervalles réguliers le long d'un ligne (voir DAGET & POISSONET, 1968, POISSONET & CESAR, 1972, FOURNIER, 1991 et CESAR, 1992). Les relevés sont faits à un rythme mensuel entre fin mai et décembre dans chaque zone mise en défens ainsi que dans la zone adjacente accessible aux troupeaux. Les biovolumes de matière vivante et de matière morte sont évalués en distinguant cinq strates de hauteur (0-5 cm, 5-25 cm, 25-50 cm, 50 cm-1 m, 1-2 m, plus de 2 m). En début

de saison des pluies (mai-juin), l'échantillon est constitué de 200 points répartis sur deux lignes ; ensuite, lorsque la strate herbacée est devenue plus dense, il est réduit à 100 points seulement. On sait que la méthode des points-contacts peut fournir des approximations satisfaisantes de la biomasse moyennant un calage sur des évaluations obtenues par récolte (LONG *et al.*, 1970).

C'est la combinaison des données réunies par la récolte et par les points-contacts qui a permis d'établir pour chaque site le cycle saisonnier des phytomasses en 1992.

Evaluation de la production primaire

C'est ici la production primaire nette qui est évaluée, c'est-à-dire à la quantité d'assimilats produits par les végétaux chlorophylliens sur une surface donnée en un temps donné, déduction faite des pertes respiratoires (LAMOTTE & BOURLIERE, 1967 ; LIETH, 1968). Cette production est évaluée pour chaque site par la méthode de calcul des accroissements corrigés (voir FOURNIER, 1991 : p. 191-194). Le calcul se fait en comparant les variations simultanées de la biomasse et de la nécromasse entre deux évaluations successives. Un coefficient de « perte à la fanaison » est en outre appliqué afin de tenir compte de la perte de poids entre l'état vivant et l'état mort. La valeur adoptée ici pour ce coefficient est de 0,61 (voir CÉSAR & MENAUT, 1974 et FOURNIER & LAMOTTE, 1983). Ce type de calcul vise à prendre en compte de manière aussi précise que possible le transfert de la matière végétale d'une catégorie à l'autre au cours de l'évolution saisonnière de la végétation.

Toutes les données utilisées pour les calculs de production proviennent des zones protégées des troupeaux. On admet que, du fait de sa brièveté, la protection contre la consommation animale n'a pas encore induit de transformation de la végétation. La production ainsi évaluée correspond aux potentialités de la végétation dans l'état où l'a conduite la perturbation du pâturage. Cette approximation, acceptable lors de cette première année de protection, ne le sera plus par la suite. Il est prévisible en effet que les milieux végétaux protégés vont se différencier par rapport à ceux qui resteront soumis au prélèvement par les troupeaux.

Rappelons que l'évaluation de la production dans les parcelles pâturées aurait conduit à des résultats d'un tout autre ordre. On sait en effet que la consommation de la matière végétale par les animaux induit une modification de la production, par croissance compensatoire ou par épuisement des plantes, selon son intensité. Le niveau de production d'un site pâturé dépend donc à la fois des potentialités du milieu et de l'intensité de pâturage.

RÉSULTATS

LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES ÉPIGÉES EN L'ABSENCE DE PÂTURE

Jeune jachère à* Dactyloctenium aegyptium *et* Eragrostis tremula *(site 1). – Pendant la période d'étude, entre janvier et décembre 1992, le feu ne passe pas dans ce site. Le cycle de la matière végétale herbacée de cette jeune jachère à *Dactyloctenium aegyptium* et *Eragrostis tremula* offre un aspect assez étalé (FIG. 2). La biomasse s'y accumule assez régulièrement entre mai et septembre, jusqu'à un maximum d'environ 2 t/ha, puis elle décroît. Les précipitations, bien qu'abondantes pour le mois dans son ensemble, ont en effet une répartition irrégulière en juillet (données de la station météorologique du campement ORSTOM de Bondoukuy). On sait que la localisation des racines d'herbes varie en fonction des saisons : pendant la saison des pluies elles se concentrent généralement en surface, surtout dans les sols argileux. Dans ce site les racines, probablement localisées en surface en juillet, n'ont apparemment pas un accès satisfaisant à la réserve hydrique encore disponible au-delà de 10 cm de profondeur. La nécromasse, peu abondante en début d'année, vaut plus de la moitié de la biomasse dès juillet. Elle augmente encore par la suite et atteint en novembre son maximum d'environ 2,3 t/ha, qui est supérieur à celui de la biomasse. Le total de la matière herbacée (phytomasse) augmente régulièrement de mai à septembre jusqu'à un maximum d'environ 3 t/ha, puis stagne jusqu'en novembre avant de décroître.

Jachère de huit ans à* Loudetia togoensis *et* Andropogon pseudapricus *(site 2). – En 1992, c'est entre les relevés d'octobre et de novembre que passe le feu dans cette jachère sur sol argileux, dominée par les annuelles *Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus*. La biomasse augmente sans interruption à partir de mai malgré un fléchissement en juillet, lié à un assèchement du sol argileux jusqu'à 20 cm de profondeur (voir FIG. 3). Le maximum de la biomasse, un peu plus de 5,5 t/ha, se rencontre ici en novembre (FIG. 2). La nécromasse est proportionnellement faible, elle reste toujours inférieure à la moitié de la biomasse ; le maximum observé au mois de décembre vaut environ 2,5 t/ha. La phytomasse augmente pendant toute la période d'observation, son maximum de 7,94 t/ha est largement supérieur à celui du site précédent.

Jachère de quatre ans à* Borreria radiata, Cassia mimosoides, Loudetia togoensis *et* Ctenium elegans *(site 3). – Dans cette jachère à phorbes sur sol sableux profond proche de la ville de Bondoukuy le feu ne passe pas pendant la période d'étude (janvier à décembre 1992). Le cycle saisonnier de la matière végétale herbacée y est

Site 1 : Jachère à *E. tremula*

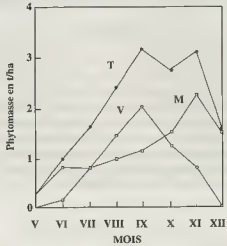


FIG. 2.– Variations saisonnières des phytomasses herbacées aériennes dans les jachères protégées des troupeaux (Bondoukuy, 1992)

Seasonal variations of above ground herbaceous phytomasses in fallows protected from livestock (Bondoukuy, 1992).

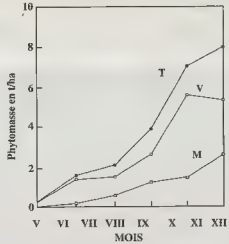
Poids de matière sèche en t/ha

T : matière totale

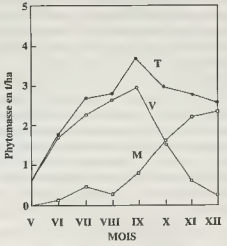
V : matière vivante

M : matière morte

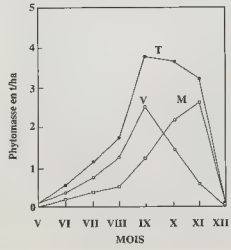
Site 2 : Jachère à *A. pseudapricus*



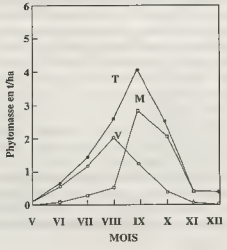
Site 3 : Milieu à *phorbes*



Site 4 : Jachère à *A. gayanus*



Site 5 : Milieu à *A. ascinodis*



assez étalé (Fig. 2). La biomasse augmente régulièrement de mai à septembre jusqu'à un maximum de 2,9 t/ha puis elle décroît. Aucun ralentissement n'est perceptible ici en juillet malgré l'assèchement de la couche la plus superficielle du sol (Fig. 3). On sait que l'enracinement est généralement plus profond dans les sols sableux que dans les sols argileux. Il semble qu'ici la réserve hydrique disponible au-delà de 20 cm permette l'alimentation des plantes, contrairement à ce qui est observé pour le site 1. La nécromasse, très faible jusqu'en août, augmente plus rapidement depuis septembre jusqu'à un maximum de 2,3 t/ha en décembre. Elle reste proportionnellement toujours plus faible que dans les sites 1 et 2 entre mai et septembre. La phytomasse atteint en septembre son maximum de 3,6 t/ha puis décroît.

Jachère d'une dizaine d'années à* Andropogon gayanus *(site 4). – Dans la jachère à *Andropogon gayanus*, le feu ne passe pas pendant la période d'étude (janvier à décembre 1992). La biomasse de la strate herbacée augmente assez régulièrement depuis le début des pluies, en mai, jusqu'au mois d'août (Fig. 2) ; l'eau reste d'ailleurs régulièrement disponible dans le sol pendant toute cette période (Fig. 3). A partir d'août-septembre, période de la montaison des plantes, la croissance s'accélère. Le maximum de la biomasse (2,5 t/ha) est atteint en septembre, après quoi une décroissance s'amorce, des valeurs très faibles étant atteintes en décembre. La nécromasse reste faible jusqu'en août puis augmente rapidement jusqu'à son maximum de 2,6 t/ha en novembre avant de décroître brutalement. Le total, ou phytomasse, augmente régulièrement jusqu'en août puis plus rapidement jusqu'à son maximum de 3,8 t/ha en septembre. Un pallier se maintient pendant deux mois puis la phytomasse diminue fortement

Savane à* Andropogon ascinodis *et* Loudetia togoensis *(site 5) .– Dans ce site sur sol gravillonnaire, le feu passe entre le relevé d'octobre et celui de novembre, il détruit la biomasse et ne laisse qu'une faible nécromasse non brûlée. La biomasse augmente assez régulièrement de mai à août jusqu'à son maximum de près de 2 t/ha, puis décroît (Fig. 2). Les plantes ont donc apparemment accès aux réserves hydriques présentes au-delà de 10 cm de profondeur en juillet (Fig. 3). Une faible repousse se fait entre novembre et décembre après le passage du feu. La nécromasse, d'abord très faible jusqu'en août, augmente brusquement jusqu'à son maximum de 2,8 t/ha de septembre, après quoi elle décroît rapidement. Remarquons que le maximum de la nécromasse est bien supérieur à celui de la biomasse. La phytomasse augmente régulièrement entre mai et septembre, où elle atteint son maximum de 4 t/ha, puis décroît.

ESTIMATION DES PHYTOMASSES MAXIMALES, DE LA PRODUCTION PRIMAIRE AÉRIENNE DE LA STRATE HERBACÉE ET DE SON RAPPORT À LA PHYTOMASSE MAXIMALE EN L'ABSENCE DE PÂTURE

Les phytomasses maximales des cinq sites d'étude sont présentées dans le tableau I ; les valeurs s'échelonnent entre 3,17 et 7,94 t/ha. Le maximum des phytomasses se rencontre en décembre dans le site 2, qui a un sol argileux, et en septembre dans tous les autres sites.

Les résultats du calcul de production effectué selon la procédure exposée dans la partie méthodes sont présentés dans le tableau I. Les valeurs s'échelonnent entre 3,69 et 9,61 t/ha. Le rapport entre production primaire aérienne nette et phytomasse maximale s'échelonne entre 1,16 et 1,46, ce qui représente une moyenne de 1,31 (Tab. I).

Tableau I.– Estimation de la production* primaire herbacée aérienne dans quelques sites protégés des troupeaux pendant le cycle de croissance de l'année 1992 (savanes de Bondoukuy).

Estimation of herbaceous above ground net primary production in some sites protected from livestock during the growth cycle of 1992 (Bondoukuy savannas)

Site	Production Primaire (PP) annuelle	Phytomasse Maximale (PM) et mois d'obtention	Rapport PP/PM
1	3,69	3,17 (IX)	1,16
2	9,61	7,94 (XII)	1,21
3	4,66	3,67 (IX)	1,27
4	5,48	3,78 (IX)	1,45
5	5,91	4,05 (IX)	1,46

* calcul effectué selon la méthode des accroissements corrigés (voir méthodologie)

PP production primaire en t/ha (poids de matière sèche).
PM phytomasse (matière vivante + matière morte) en t/ha (poids de matière sèche)

DESCRIPTION DES SITES

Site 1 : jachère de trois ans à *Dactyloctenium aegyptium* et *Eragrostis tremula* sur sol sableux.

Site 2 : jachère de huit ans à *Andropogon pseudapricus* et *Loudetia togoensis* sur sol argileux hydromorphe.

Site 3 : jachère de quatre ans à *Borreria radiata* et *Cassia mimosoides* sous parc à Karité sur sol sableux.

Site 4 : jachère arbustive de dix ans à *Andropogon gayanus* sur sol argilo-sableux hydromorphe.

Site 5 : très vieille jachère (milieu peut-être jamais cultivé) arbustive dense à *Andropogon ascinodis* sur sol gravillonnaire avec horizon induré.

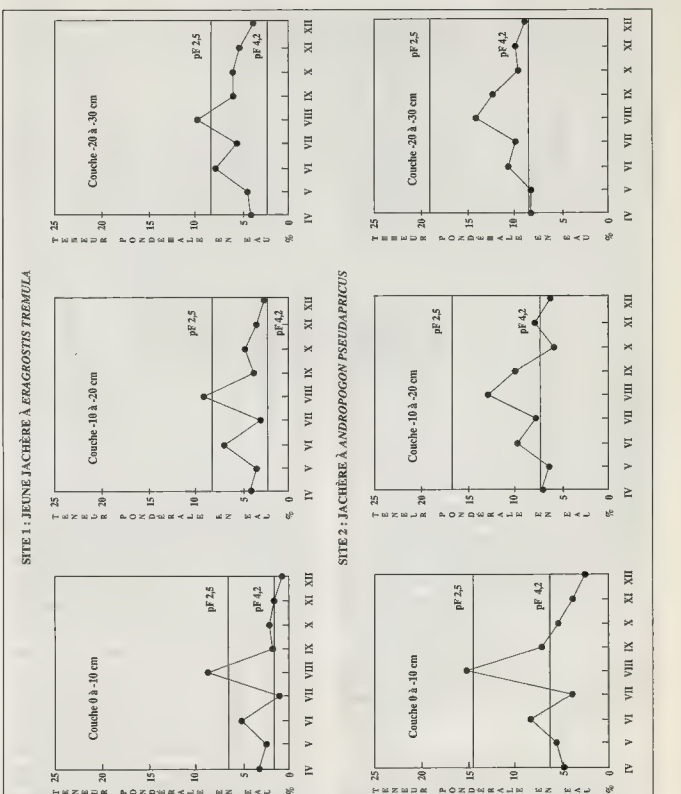


FIG. 3.– Variations saisonnières de l'eau du sol à Bondoukuy (Burkina Faso) en 1992.

Seasonal variations of soil water in Bondoukuy (Burkina Faso) in 1992

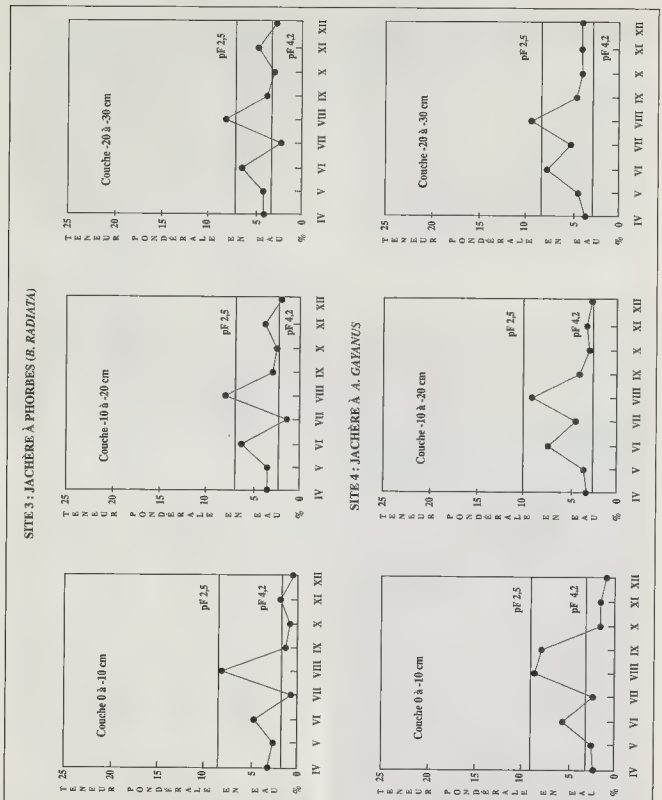


FIG. 3 (suite).– Variations saisonnières de l'eau du sol à Bondoukuy (Burkina Faso).

Seasonal variations of soil water in Bondoukuy (Burkina Faso)

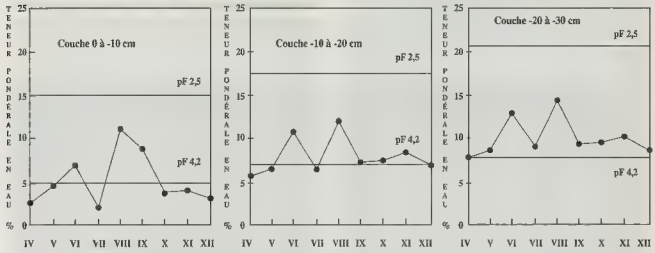


FIG. 3 (suite).– Variations saisonnières de l'eau du sol à Bondoukuy (Burkina Faso)
Seasonal variations of soil water in Bondoukuy (Burkina Faso).

LA DIMINUTION DE PHYTOMASSE LIÉE À LA PÂTURE

Pour permettre la comparaison entre zones protégées et zones pâturées une mesure de phytomasse a été faite en octobre 1992 dans les cinq sites d'étude précédents. Les biomasses (matière vivante) et nécromasses (matière morte) de fourrage y ont été estimées par récolte. Les phytomasses (total de la matière vivante et de la matière morte) et les proportions relatives de la matière morte sont présentées dans le tableau II.

Dans les zones protégées les phytomasses sont comprises entre environ 2,5 et près de 8,0 t/ha. La valeur la plus forte (7,94 t/ha) correspond à une formation à annuelles sur sol argileux (site 2), la plus faible à la savane à *Andropogon ascinodis* (site 5). La jachère à *Andropogon gayanus* (site 3) est intermédiaire, avec 3,66 t/ha, tandis que la jachère des abords immédiats de la ville (site 4) et la jachère de deux ans (site 1) ont toutes deux des phytomasses plus faibles avec respectivement 2,94 et 2,79 t/ha

Dans la zone pâturée les phytomasses ne sont que de 2,2 à 4,0 t/ha, soit 50 à 90 % des phytomasses potentielles mesurées dans les zones protégées (TAB. II). Les différences de phytomasse observées entre la zone protégée et la zone pâturée ont été mises à l'épreuve d'un test T (SNEDECOR, 1957). Elle sont très significatives (seuil de sécurité 0,001) dans tous les sites. Si l'on considère séparément les fractions vivante (biomasse) et morte (nécromasse), la différence est également significative pour trois sites : la jeune jachère sur sol sableux (site 1), la vieille jachère sur sols argileux à *Andropogon pseudapricus* et *Loudetia togoensis* (site 2) et la vieille jachère à *Andropogon ascinodis* (site 5). Seules les phytomasses peuvent en revanche être considérées comme statistiquement différentes au seuil de sécurité 0,001 dans les deux autres sites, la jachère à phorbes des abords de Bondoukuy (site 3) et la jachère à *Andropogon gayanus* (site 4). Ceci s'explique par des variances plus élevées et par la précision moindre des mesures sur les fractions biomasse et nécromasse que sur le total. Pour des raisons de coût, la séparation de la matière vivante et de la matière morte n'a en effet été réalisée que sur une partie des placeaux de phytomasse (voir méthodologie).

Entre zone en défens et zone pâturée, la différence de la phytomasse maximale disponible au mois d'octobre représente donc de 0,19 à 3,90 t/ha selon les sites. Ces valeurs représentent de moins de 10 % à près de 50 % de la phytomasse potentielle et de 4 à 40 % de la production potentielle.

DISCUSSION

VALEURS MAXIMALES DES PHYTOMASSES À BONDOUKUY, COMPARAISON AVEC LES MILIEUX PEU ANTHROPISÉS

Mises à l'épreuve d'un test de classement de rangs de Mann-Withney (SNEDECOR & COCHRAN, 1957), les phytomasses maximales (TAB. II) ne diffèrent pas de celles des

TABLEAU II.– Estimation des phytomasses maximales et des productions* primaires herbacées aériennes dans quelques savanes faiblement anthropisées de la région de Nazinga (Burkina Faso) au cours des années 1985 et 1986 (d'après FOURNIER 1991).

Evaluation of above ground maximal herbaceous phytomass and of net primary productions in some weakly man-altered savannas of Nazinga region (Burkina Faso) in 1985 and 1986 (after FOURNIER, 1991).

Site		Production Primaire (PP) annuelle	Phytomasse Maximale (PM) et mois d'obtention	Rapport PP/PM
1	(1985)	**3,83**	3,22 (X)	*1,19*
1	(1986)	**5,90**	4,37 (X)	*1,16*
2	(1985)	**4,51**	3,45 (X)	*1,31*
2	(1986)	**6,06**	5,14 (X)	*1,18*
3	(1985)	**7,47**	4,78 (X)	*1,56*
3	(1986)	**8,80**	6,73 (X)	*1,30*
4	(1985)	**5,56**	5,15 (X)	*1,08*
4	(1986)	**6,70**	5,18 (X)	*1,29*
5	(1985)	**3,42**	3,20 (X)	*1,07*
6	(1985)	**9,46**	7,65 (IX)	*1,24*

* calcul effectué selon la méthode des accroissements corrigés (voir méthodologie).

PP production primaire en t/ha (poids de matière sèche).
PM phytomasse (matière vivante + matière morte) en t/ha (poids de matière sèche).

DESCRIPTION DES SITES

Site 1 : Savane herbeuse à *Andropogon ascinodus* et *Schizachyrium sanguineum* sur sol gravillonnaire.
Site 2 : Savane arbustive à *Gardenia erubescens* sur sol sablo-limoneux.
Site 3 : Savane arborée à *Detarium microcarpum* sur sol limono-sableux.
Site 4 : Savane boisée à *Isoberlinia doka* sur sol argilo-limoneux.
Site 5 : Savane arborée à *Crossopteryx febrifuga* sur sol sablo-limoneux.
Site 6 : Formation à herbes annuelles sur cuirasse, faciès à sol profond sur sol limono-argilo-sableux à hydromorphie temporaire.

TABLEAU III.– Comparaison des phytomasses herbacées aériennes entre zones pâturées et zones protégées dans quelques sites de jachères de Bondoukuy (Burkina Faso) en septembre et octobre 1992.

Comparison of above ground herb phytomasses between grazed and protected plots in some fallows in Bondoukuy (Burkina Faso) in September and October 1992.

Site (date)	Zone protégée des troupeaux D	%M	Zone pâturée P	%M	Proportion (P/D) %
1 (oct)	2,79 ± 0,17	47 %	2,25 ± 0,16	28 %	81 %
2 (nov)	7,02 ± 0,57	20 %	5,96 ± 0,31	32 %	85 %
2 (déc)	7,94 ± 0,41	33 %	4,04 ± 0,29	25 %	51 %
3 (oct)	2,95 ± 0,13	13 %	2,76 ± 0,21	13 %	93 %
4 (oct)	3,66 ± 0,39	30 %	2,76 ± 0,17	28 %	75 %
5 (oct)	2,52 ± 0,27	26 %	1,68 ± 0,09	15 %	67 %

D et P phytomasses herbacées (matière vivante ± matière morte) en t/ha (poids de matière sèche).
M % pourcentage de matière morte dans la phytomasse.

DESCRIPTION DES SITES

Site 1 : jachère de trois ans à *Dactyloctenium aegyptium* et *Eragrostis tremula* sur sol sableux.
Site 2 : jachère de huit ans à *Andropogon pseudapricus* et *Loudetia togoensis* sur sol argileux hydromorphe.
Site 3 : jachère de quatre ans à *Borreria radiata* et *Cassia mimosoides* sous parc à Karité sur sol sableux.
Site 4 : jachère arbustive de dix ans à *Andropogon gayanus* sur sol argilo-sableux hydromorphe.
Site 5 : très vieille jachère (milieu peut-être jamais cultivé) arbustive dense à *Andropogon ascinodis* sur sol gravillonnaire avec horizon induré

savanes de Nazinga (FOURNIER, 1991), qui correspondent au pyroclimax[1] (TAB. III). Rappelons cependant combien il est délicat de comparer des données obtenues dans des endroits différents lors d'années différentes. En fonction des conditions climatiques les phytomasses maximales d'un site donné peuvent en effet varier d'une année à l'autre dans le rapport d'un à un et demi dans ces régions (voir FOURNIER, 1987, 1991). Si les biomasses maximales n'apparaissent pas non plus différentes de celles des savanes du pyroclimax, la période où elles se placent est en revanche plus précoce d'un mois, septembre au lieu d'octobre (voir FOURNIER, 1991). L'importance relative des nécromasses semble ici plus grande et par ailleurs plus variable que dans les savanes du pyroclimax.

CYCLES DES PHYTOMASSES À BONDOUKUY, COMPARAISON AVEC LES MILIEUX PEU ANTHROPISÉS

La forme du cycle de phytomasse des sites étudiés à Bondoukuy les rapproche plus ou moins des savanes faiblement anthropisées qui servent ici de référence.

Par son aspect étalé et par l'importance relative de sa nécromasse, le cycle saisonnier de la phytomasse dans la jachère à *Dactyloctenium aegyptium* et *Eragrostis tremula* du site 1 se rapproche de celui des savanes naturelles humides de la zone guinéenne de Côte-d'Ivoire (CÉSAR, 1971, 1992). Dans ce site, tout comme dans les savanes humides, coexistent en effet des espèces d'herbes à cycle de croissance différencié, les unes précoces les autres plus

[1] Pyroclimax état d'une communauté végétale qui a atteint un stade d'équilibre durable avec les facteurs climatiques et édaphiques du milieu et dont l'existence est subordonnée à l'action répétée du feu.

tardives (FIG. 4). L'aspect étalé du cycle de l'ensemble de la strate herbacée est lié dans les deux cas à un décalage dans le temps des maximums de biomasse des diverses espèces. Les deux types de milieux s'opposent cependant nettement par d'autres caractéristiques. Dans les savanes guinéennes les phytomasses sont presque deux fois plus élevées et les espèces sont des pérennes au cycle de croissance ne s'interrompant que sur une période très courte. Dans la jachère soudanienne à annuelles étudiée ici, l'arrêt de croissance est bien plus long, puisqu'il correspond en gros aux cinq à six mois de saison sèche.

Parmi les communautés végétales du pyroclimax de la zone soudanienne, c'est aux formations à annuelles sur cuirasses à hydromorphie temporaire que ressemble le plus la jachère à *Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus* du site 2, tant par sa composition floristique que par l'aspect de son cycle (voir FOURNIER, 1987, 1991). Dans les milieux naturels sur sol mince de ces régions, les phytomasses atteignent souvent ainsi des valeurs élevées. La présence d'une communauté d'herbes annuelles de sols squelettiques sur le sol argileux relativement profond de cette jachère traduit ici une forte perturbation. Aux abords immédiats de la jachère, une très petite surface s'est trouvée fortuitement exempte de mise en culture. Bien qu'elle soit de petite taille, pâturée et soumise à d'importants prélèvements de bois, elle donne une idée de la végétation originelle de la zone. On y trouve des espèces ligneuses variées et de nombreuses pérennes, dont le recouvrement basal est important. La forte dissemblance entre ce petit témoin d'un état de pression anthropique moindre et la jachère étudiée montre combien ce dernier site est éloigné d'une formation du pyroclimax.

Dans la jachère à phorbes du site 3 comme dans la très jeune jachère du site 1, l'étalement du cycle fait penser aux savanes humides. Il est également dû ici à la coexistence d'espèces à cycles différenciés (voir FIG. 4). La principale différence avec le site 1 est cependant la faiblesse de la nécromasse, qui s'explique par la dominance des phorbes *(Borreria stachydea, Tephrosia sp., Cassia mimosoides)*. Chez les espèces non graminoïdes, les organes morts et desséchés se détachent en effet rapidement des plantes et disparaissent ; ils n'appartiennent alors plus à la nécromasse. Sur les graminées, les feuilles sèches peuvent en revanche persister plusieurs mois (voir FOURNIER, 1991) Remarquons que la graminée dominante, *Loudetia togoensis*, est une annuelle des sols squelettiques du pyroclimax. La phorbe la plus abondante, *Borreria radiata,* est très peu abondante dans les formations du pyroclimax. Elle passe pour indicatrice de parcours : sa présence serait liée au surpâturage par les troupeaux domestiques (CÉSAR, 1992). La phorbe de second rang en abondance, *Cassia mimosoides*, a une répartition très large, puisqu'on la rencontre tant dans les savanes guinéennes humides du contact avec la forêt dense qu'au Sahel. L'abondance des phorbes est un caractère souvent cité comme indice de dégradation des savanes pâturées (HOFFMANN, 1985 ; CÉSAR, 1992).

Dans la jachère d'une dizaine d'années à *Andropogon gayanus* (site 4), les phytomasses herbacées évoluent selon un schéma saisonnier comparable à celui des savanes peu dégradées à herbes pérennes de la zone soudanienne du pays (voir les données de FOURNIER, 1987, 1991, à Nazinga). Dans ce site, l'essentiel de la phytomasse herbacée correspond d'ailleurs à une graminée pérenne, *Andropogon gayanus* (FIG. 3). Remarquons que cette espèce, typique des stades de reconstitution dans la succession postculturale, est étrangère aux communautés herbacées non anthropisées de ces régions. La seule différence notable entre ce cycle et celui des milieux du pyroclimax est la plus grande importance relative de la nécromasse dans le tapis herbacé. Dans la reconstitution du milieu, le retour à un cycle de phytomasse herbacée de savane précède la reconstitution floristique, grâce à l'implantation d'une pérenne étrangère aux communautés du pyroclimax.

Le cycle de la phytomasse du milieu à *Andropogon ascinodis* et *Loudetia togoensis* du site 5 ressemble à celui des milieux peu anthropisés, comme ceux étudiés par FOURNIER (1987, 1991) à Nazinga au Burkina Faso et à Ouango-Fitini en Côte-d'Ivoire. L'importance relative de la nécromasse oppose cependant cette formation aux savanes peu anthropisées. Malgré la longue durée de l'abandon après culture (si la zone a réellement été cultivée) et son aspect relativement bien reconstitué, la proportion en biovolume des espèces pérennes est ici en fait toujours bien inférieure à 50 %. D'après les données de FOURNIER dans les savanes de Nazinga (non publié), le biovolume des pérennes est toujours proportionnellement plus élevé dans les milieux plus naturels, y compris sur sols gravillonnaires. En fait la graminée annuelle *Loudetia togoensis*, qui codomine ici avec *Andropogon ascinodis,* est une espèce typique des habitats sur sol squelettique dans les formations de pyroclimax ; ce taxon n'occupe pas ici son habitat naturel. C'est à son abondance et à la précocité de son cycle phénologique qu'est liée l'importance de la nécromasse (voir FIG. 4). Dans les savanes du pyroclimax certaines espèces annuelles, comme *Hyparrhenia involucrata,* peuvent certes être abondantes, mais leurs cycles, bien plus tardifs, ne comportent pas une telle accumulation précoce de nécromasse (FIG. 5). Ce site, que l'on peut considérer comme l'une des étapes les plus avancées de reconstitution des savanes dans le contexte de forte anthropisation de Bondoukuy, est donc encore assez éloigné d'un véritable pyroclimax. S'il n'a jamais été cultivé, on doit d'ailleurs plutôt le considérer comme un stade de dégradation du pyroclimax sous l'effet du pâturage. Remarquons par ailleurs que l'état de reconstitution avancé (ou de conservation) de la végétation de ce site est lié au caractère gravillonnaire de son sol. Dans ces régions à forte emprise humaine, des végétations aussi proches du pyroclimax ne se rencontrent en

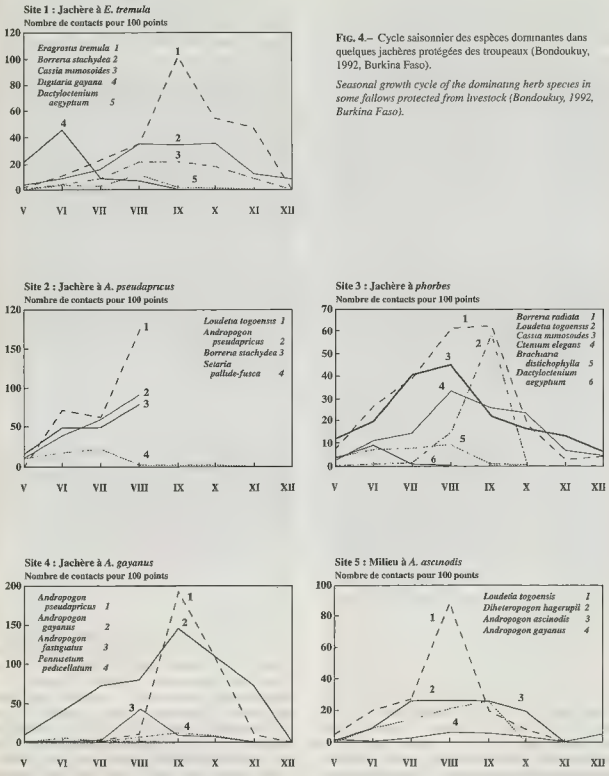


FIG. 4.– Cycle saisonnier des espèces dominantes dans quelques jachères protégées des troupeaux (Bondoukuy, 1992, Burkina Faso).

Seasonal growth cycle of the dominating herb species in some fallows protected from livestock (Bondoukuy, 1992, Burkina Faso).

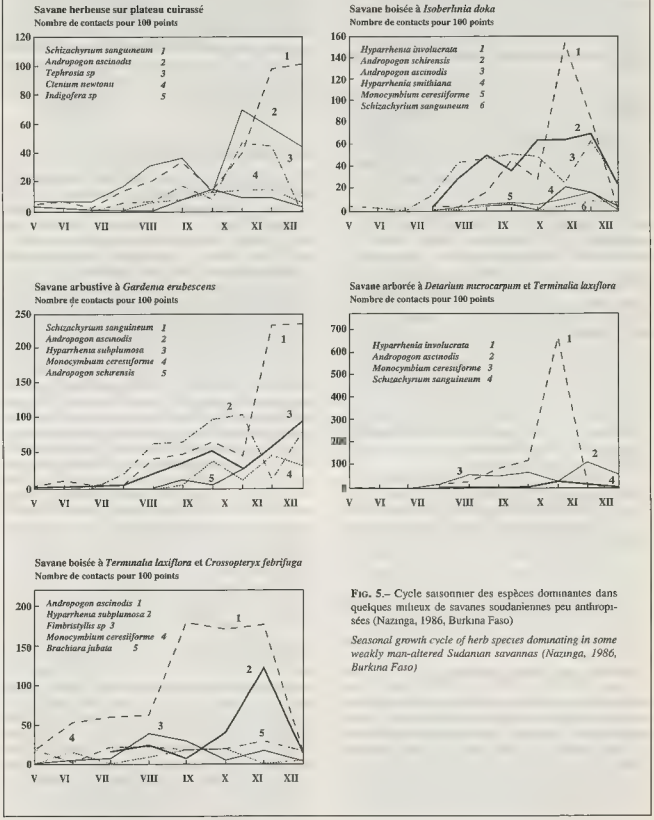


FIG. 5.– Cycle saisonnier des espèces dominantes dans quelques milieux de savanes soudaniennes peu anthropisées (Nazinga, 1986, Burkina Faso)

Seasonal growth cycle of herb species dominating in some weakly man-altered Sudanian savannas (Nazinga, 1986, Burkina Faso)

effet que sur des sols à aptitude culturale mauvaise ou médiocre ; il n'existe que très peu de jachères âgées sur sol moyen ou profond (voir OUÉDRAOGO, 1993).

PRODUCTION PRIMAIRE. COMPARAISON AVEC LES SAVANES SOUDANIENNES FAIBLEMENT ANTHROPISÉES

L'ordre de grandeur des productions observées à Bondoukuy (3,69 t/ha à 9,5 t/ha) est très proche de celui des savanes du pyroclimax étudiées à Nazinga par FOURNIER (1987, 1991). Un test de classement de rang de Mann-Withney (SNEDECOR & COCHRAN, 1957) ne permet pas de rejeter l'hypothèse de similitude des deux échantillons.

Le rapport entre production primaire et phytomasse maximale est compris entre 1,16 et 1,46 selon les sites, soit en moyenne 1,31. Ces valeurs sont également très proches de celles évaluées selon la même procédure par FOURNIER (1991, p. 233) pour les savanes soudaniennes du pyroclimax. Le même test statistique appliqué à ces données ne permet pas non plus de considérer les deux séries comme différentes.

Rappelons cependant que dans les milieux de savane les productions, comme les phytomasses, sont sujettes à des fluctuations interannuelles liées à celles du climat d'un ordre de grandeur de 1,5 (FOURNIER, 1991). Pour qu'une différence entre sites soit mise en évidence par de telles mesures il faudrait qu'elle soit importante. Une différence plus faible ne pourrait être décelée qu'en travaillant sur des données appariées (séries de données réunies dans les deux points lors d'années à mêmes caractéristiques pluviométriques).

Si l'on excepte la jachère à *Andropogon pseudapricus* sur sol argileux (site 2), la production est d'autant plus élevée que le stade de reconstitution vers la savane est avancé (TAB. I). On peut également remarquer que le rapport entre la production et la phytomasse maximale augmente avec le degré de maturité du milieu. La valeur la plus faible (1,16) correspond à la jeune jachère de 3 ans (site 1), viennent ensuite les jachères de 4 et 8 ans (sites 3 et 2) avec 1,27 et 1,21, puis les milieux à herbes pérennes avec 1,45 et 1,46 (sites 4 et 5). Ces données mettent donc en évidence une tendance claire et conforme aux idées admises. Au cours de la succession postculturale et sur un type de sol donné, la production des jachères augmente au fur et à mesure qu'elles évoluent vers les savanes du pyroclimax. Le site 2, qui appartient à une autre unité de paysage, a une production plus élevée que les autres à cause de son sol argileux chimiquement plus riche. Il s'intègre cependant bien au reste des données en ce qui concerne le rapport de la production à la phytomasse maximale (TAB. I).

Les données réunies en 1992 à Bondoukuy montrent que les productions des milieux anthropisés de jachère sont assez proches de celles des milieux naturels des mêmes zones écologiques, compte tenu des importantes fluctuations interannuelles. Elles ne confirment donc pas l'idée souvent avancée qu'il s'agit de milieux à potentialité productive particulièrement faible. Ces données soutiennent en revanche l'idée que la production augmente au cours de la succession postculturale. De ceci on peut raisonnablement conclure que ces milieux anthropisés ont une production potentielle plus faible que les milieux naturels mais que l'ordre de grandeur de la différence n'excède cependant pas la variation interannuelle normale.

PRÉLÈVEMENT PAR LES TROUPEAUX

Le présent travail montre par ailleurs que le prélèvement d'herbe par les troupeaux domestiques est à la fois important et hétérogène. La différence de phytomasse entre partie pâturée et partie protégée est comprise entre 0,19 et 3,90 t/ha selon les sites, c'est-à-dire entre moins de 10 % et près de 50 % de la phytomasse potentielle et entre 4 et 40 % de la production primaire potentielle.

Ce type de données ne permet certes pas l'évaluation précise du prélèvement des troupeaux, dont l'estimation est difficile à partir de la seule étude de la strate herbacée. La valeur approchée grossière qu'elles fournissent montre toutefois que ce prélèvement dépasse dans certains sites la moitié de la production épigée potentielle annuelle. Comparée aux estimations du prélèvement par les grands herbivores sauvages, ces valeurs paraissent élevées. DESHMUKH (1986) présente des estimations de la consommation de ces animaux dans cinq écosystèmes herbacés d'Afrique recevant annuellement de 250 à 1300 mm de pluie. Lors d'années moyennes le prélèvement n'excèderait pas 2 à 10 % de la production nette épigée. FOURNIER (1991) estime que cette consommation représente tout au plus 10 ou 20 % de la production épigée annuelle dans les savanes du Ranch de gibier de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso). De telles valeurs semblent en revanche assez habituelles dans les milieux soudaniens pâturés. Les travaux d'OHIAGU *et al.* (1979) au Ghana, par exemple, conduisent à estimer à environ 30 % de la production primaire la consommation des troupeaux dans des savanes soudaniennes plus humides que celles de Bondoukuy.

L'hétérogénéité du prélèvement par les troupeaux ne doit pas étonner. Dans la région de Bondoukuy, comme dans toutes les formations herbacées pâturées, la fréquentation par les animaux est très variable selon les sites car elle dépend de facteurs très divers. Ce peuvent être des facteurs directement liés aux plantes et à leurs caractéristiques (goût, valeur nutritive, cycle phénologique…) ou des facteurs plus complexes (proximité des points d'abreuvement et des aires de parcage, facilité d'accès en période de culture…). Les premières informations sur l'utilisation du milieu par les troupeaux domestiques aux alentours du village de Bondoukuy ont été données par KIÉMA (1992).

CONCLUSION

Comparée aux savanes soudaniennes du pyroclimax et d'après les données du cycle de croissance de 1992, la strate herbacée des milieux anthropisés de la région de Bondoukuy se caractérise au total par :

- une flore composée en partie d'espèces de milieux plus secs (espèces de zones phytogéographiques plus septentrionales ou de sols squelettiques des mêmes régions),
- des maximums de matière végétale (phytomasse, biomasse, nécromasse) du même ordre de grandeur,
- des cycles plus étalés ou plus précoces,
- une quantité relative de nécromasse plus variable entre sites et souvent plus élevée,
- une production primaire du même ordre de grandeur.

Les données présentées confirment l'idée généralement admise d'une augmentation de la biomasse maximale et de la production de la strate herbacée au cours de la reconstitution postculturale. Elles montrent aussi que le rapport de la production à la phytomasse maximale augmente avec le degré de maturité du milieu. Ceci va de pair avec le passage d'un fonctionnement énergétique de végétation dominée par les annuelles à celui d'une végétation dominée par les pérennes. La production des végétations herbacées pérennes, qui sont le pyroclimax de ces régions, est donc plus efficace que celle des végétations annuelles. Des études diachroniques en cours vont permettre de vérifier si les biomasses, productions et rapports augmentent bien au cours du temps sur un site donné en fonction de la maturation de sa végétation.

BIBLIOGRAPHIE

CÉSAR, J , 1971.– *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire).* Thèse de 3ème cycle, Université de Paris VI, 95 p.

CÉSAR, J.,1992.– *La production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère.* EMVT, Maisons-Alfort, 671 p.

CÉSAR, J. & MENAUT, J.C., 1974.– *Le peuplement végétal. Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto,* numéro spécial, 2, laboratoire de Zoologie, E N.S., Paris, 161 p

DAGET, PH. & POISSONET, J., 1969.– *Analyse phytologique des prairies. Applications agronomiques.* CNRS-CEPE, document n° 48, Montpellier, 67 p

DESHMUKH, I K , 1986.– *Ecology and tropical biology,* Blackwell Scientific Publications, 387 p.

DEVINEAU, J L., FOURNIER, A. & KALOGA, B.– *Les sols et la végétation de la région de Bondoukuy (sud-est burkinabé). Présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (SPOT).* ORSTOM (à paraître).

DIALLO M S.:– *Biologie et écologie de la graminée* Cymbopogon schoenanthus *(L.) Spreng en zone soudanienne du Burkina Faso. Cas des savanes de Bondoukuy.* Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou (en préparation).

DJIMADOUM, M., 1993.– *Adventices des cultures dans la région de Bondoukuy : étude de la flore, de l'écologie et de la nuisibilité* Mémoire d'ingénieur du développement rural, Institut du développement rural, université de Ouagadougou, 91 p. + annexes.

FOURNIER, A , 1987.– Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudaniennes de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest africaines, *Bull. Ecol.,* 18 (4) : 409-430

FOURNIER, A , 1991.– *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variations selon un gradient climatique.* ORSTOM éditeur, Paris, Etudes et thèses, 312 p

FOURNIER, A. & LAMOTTE, M., 1983.– Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. *Ann. Univ. Abidjan,* Série E, 17 : 8-38.

HOFFMANN, O., 1985.– *Pratiques pastorales et dynamique du couvert végétal en pays lobi (Nord-est de la Côte-d'Ivoire).* Editions de l'ORSTOM, Paris, Travaux et documents n° 189. 355 p

KIÉMA, S., 1992.– *Utilisation pastorale des jachères dans la région de Bondoukuy (zone soudanienne, Burkina Faso).* Mémoire de DESS Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zones tropicales, Université de Paris Val de Marne, UFR de sciences, 89 p. + annexes.

KIÉMA, S , 1993 – *Enquête auprès des agropasteurs sur les feux de brousse dans les pâturages naturels de Bondoukuy (zone soudanienne du Burkina Faso).* Multigraphié, IRBET/ORSTOM Ouagadougou, 14 p

LAMOTTE, M & BOURLIERE, F., 1967.– *Problèmes d'écologie, écosystèmes terrestres.* Masson et Cie, Paris, 1-16.

LIETH, H., 1968.– *The determination of plants dry matter production with special emphasis on the underground parts.* In : Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. Actes du colloque de Copenhague, UNESCO, 179 184.

LONG, G., POISSONET, P , POISSONET, J., GODRON, M & DAGET, Ph., 1970.– *Méthodes d'analyse par points de la végétation prairiale dense. Comparaison avec d'autres méthodes.* CNRS-CEPE, Montpellier, document n° 55., 32 p

OHIAGU, C.E. & WOOD, T.G., 1979.– Grass production and decomposition in Southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia,* 40 : 155-165

OUÉDRAOGO, M , 1993.– *Ecologie comparée de deux espèces de graminées pérennes,* Andropogon ascunodis *C. B. Cl. et* Schizachyrium sanguineum *(Retz) Alston dans la région de Bondoukuy.* Mémoire d'ingénieur du développement rural, Institut du développement rural, université de Ouagadougou, 91 p

POISSONET, J. & CÉSAR, J , 1972.– Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier rônier de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan,* E5 (1) : 577 601.

SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W G., 1957.– *Méthodes statistiques.* (6ème édition). Traduit par BOELLE, H. & CAMHAJI, E. Action de Coopération technique agricole, Paris, 649 p

WHITE, F., 1986.– *La végétation de l'Afrique.* ORSTOM/UNESCO, 384 p.+ carte

ZABRÉ, S., 1993.– *Biologie, écologie et structure des populations de* Isoberlina doka *Craib. & Stapf dans la région de Bondoukuy.* Mémoire d'ingénieur du développement rural, Institut du développement rural, université de Ouagadougou, 70 p. + annexes.

ABRIDGED ENGLISH VERSION

Most of the Sudanian savannas of the region of Bondoukuy (about 30 mhabitants per km²) have been or are presently cultivated. Livestock (mainly bovines : about 15 anumals per km²) are feeding on areas free from cultivated fields. The vegetation is then under a strong pressure. Bush-fire is known throughout the region. In 1992 the rainfall reached 847 mm with a maximum in July (FIG. 1).

Five sites have been chosen for the study. Site 1, on a sandy soil, has been abandoned for three years, after six years of cultivation ; it is dominated by *Dactyloctenium aegyptium* and *Eragrostis tremula,*

the quite rich tree layer is reduced to sproutings. Site 2, on a clayey soil, has been abandoned for eight years after about ten years of cultivation ; it is covered with *Loudetia togoensis* and *Andropogon pseudapricus* with only some shea trees *(Butyrospermum paradoxum)*. Site 3 has been abandoned for four years after more than one cultivation-fallow cycle ; it is now dominated by *Borreria radiata* and *Cassia mimosoides* with only some shea trees. Site 4, on a sandy-clayey soil, is a ten-year fallow after ten years of cultivation ; it is dominated by *Andropogon gayanus* with a tree cover of about 25 %. Site 5, on a shallow gravelly soil, is an old fallow abandoned for more than 20 or 30 years or a never cultivated savanna ; it is dominated by *Andropogon ascinodis* and *Loudetia togoensis* with a tree cover (various species) of about 50 %

The seasonal cycle of above ground phytomass has been followed monthly by point-quadrat method in plots protected from livestock and in adjacent plots that are freely grazed (Fig. 2). Harvesting of herb layer once or twice a year provides the reference values for evaluating the epigeous phytomass with point-quadrat measures. Primary productivity is calculated from biomass and necromass variation between two measures.

In some of these sites the growth of the herb layer is slowed in July by the shortage of water in the soil (Fig. 3). The maxima of phytomass (Tab. I) are encountered in September, October or November, they range from about 3 to almost 8 t/ha (Fig. 2). In some sites the rather flat form of the growth curves is due to the coexistence of species with different phenology, some having early and other late cycles (Fig. 4). Maxima of biomass (2 to 5,5 t/ha) are always encountered in September. The net primary productions range between 3,69 and 9,61 t/ha/ year (Tab. I). Compared to data from protected savannas of the same climatic zone, these figures seem only slightly lower. The livestock intake, roughly estimated from the difference between protected and grazed plots, is high and heterogenous. It ranges from 10 to 50 % of the maximum phytomass and from 4 to 40 % of the net primary production of above ground parts. The first studies show a strong seasonal pattern in the landuse by the livestock (Kiéma, 1992).

Ecologie, t. 25 (3) 1994 : 189-200

BIODIVERSITÉ FLORISTIQUE D'UN BASSIN FLUVIAL TROPICAL : LE SINNAMARY (GUYANE FRANÇAISE)*

Michel HOFF

ORSTOM - Laboratoire de Botanique Tropicale, Université Pierre-et-Marie-Curie, 12, rue Cuvier, F-75005 Paris.

SUMMARY
(original scientific paper)

FLORISTIC BIODIVERSITY IN A TROPICAL RIVER BASIN : THE SINNAMARY (FRENCH GUIANA).
The species richness from the Sinnamary basin is about 1500 taxons, 1212 of which are presently recorded. Few species are strictly located in this basin. The swamp forest and the swamp shrub formation are remarquable with 1/3 of all Guiana swamp species. Ripicolous forest fringes present 20 % of Guiana forest species.

KEY WORDS : Biodiversity - Endemism - Flora - Vegetation types - Tropical forest - French Guiana.

RÉSUMÉ
(article original)

L'étude de la flore du bassin du Sinnamary montre que la richesse spécifique est de l'ordre de 1500 espèces (1212 sont actuellement répertoriées). Peu d'espèces y sont strictement localisées. La comparaison de la richesse spécifique pour une même formation végétale, entre le bassin du Sinnamary et l'ensemble de la Guyane, montre que les groupements végétaux ripicoles (forêts marécageuses, forêts inondables, pinotières et groupements sur berges sableuses et rocheuses) sont remarquables pour la Guyane. Par contre, la forêt dense de basse altitude est moins originale et ne diffère pas fondamentalement de celle des bassins voisins.

MOTS CLÉS : Biodiversité - Endémisme - Flore - Formations végétales - Forêt tropicale - Guyane française.

INTRODUCTION

La bassin du Sinnamary s'étend sur 6000 km² dans la partie nord de la Guyane. La flore est encore imparfaitement connue car de grands secteurs n'ont pas encore été prospectés. Cependant, 1212 espèces y sont actuellement recensées. Des zones géographiquement comparables, mieux prospectées (région de Cayenne, Bas-Oyapock - Crique Gabaret, etc.) présentent une richesse floristique de l'ordre de 1500 espèces, soit un peu plus du quart de la flore de Guyane (CREMERS & HOFF, 1991). Cette relative pauvreté est due à l'absence de reliefs importants et de végétations ouvertes telles que les savanes. Par comparaison, les zones montagneuses du centre de la Guyane, sur une superficie d'environ 8000 km² environ, atteignent une richesse floristique de 2500 espèces (CREMERS *et al.*, 1994a). La flore des Montagnes de la Trinité (situées sur la ligne de crête entre le bassin du Sinnamary et le bassin de la Mana) n'a pas été prise en compte dans cette étude (CREMERS *et al.*, 1992).

Les groupements végétaux associés directement aux cours des rivières ont été assez peu étudiés en Guyane. Le Sinnamary, fleuve de taille moyenne, présente une zonation climatique et géologique sud - nord dont la partie amont est traitée ici. La région considérée au point de vue botanique s'étend sur tout le bassin du Sinnamary, à partir de Crique Vénus, jusqu'à Saut Parasol. Seules la zone littorale (avec les savanes et les groupements anthropiques), et la partie du fleuve soumise aux marées sont exclues. La zone étudiée couvre environ 6000 km². Elle est comprise entre 52° 45' et 53° 20' Ouest d'une part et entre 4° et 5°15' Nord d'autre part (FIG. 1).

*Manuscrit reçu le 13 juillet 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 29 novembre 1994.

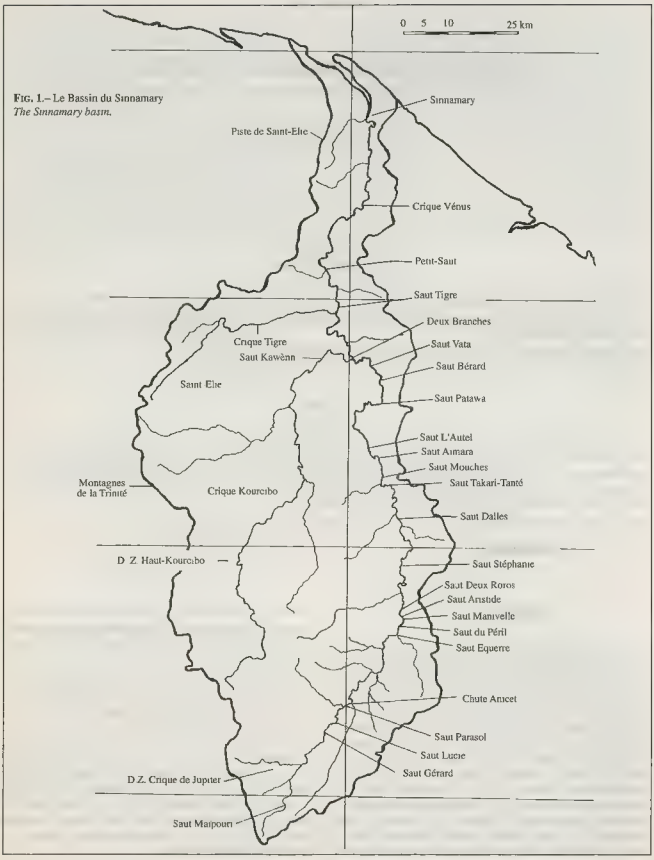


FIG. 1.– Le Bassin du Sinnamary
The Sinnamary basin.

Après une présentation du milieu physique et des méthodes d'étude employées, la diversité spécifique de la flore est étudiée.

LE CADRE PHYSIQUE

La Guyane se situe sur le continent sud-américain et couvre une superficie d'environ 90000 km² comprise entre 2° et 5° de latitude Nord et 52° et 54° de longitude Ouest. Son climat est de type équatorial (BOYÉ *et al,*. in *Atlas des D.O.M. La Guyane*, 1979).

Le climat du bassin du Sinnamary est relativement régulier, « *avec des pluies d'intensité en moyenne modérée, des vents faibles et une évaporation faible* ». La grande saison sèche (de juillet à novembre) est plus courte que dans le bassin voisin de l'Approuague, mais le « petit été de février-mars », qui correspond à une petite saison sèche, y est bien marqué (BOYÉ, *et al.* 1979).

Le bassin du Sinnamary est situé en grande partie au-dessus de l'isohyète 3000 avec une pointe à 3600 mm en aval du site de Petit Saut (Crique Grégoire) et un minimum frôlant l'isohyète 2000 dans le haut Kourcibo.

MÉTHODE D'ÉTUDE ET RÉPARTITION DES OBSERVATIONS

Méthode

L'étude floristique du bassin du Sinnamary est réalisée d'une part par des prospections et des observations de terrain ainsi que des récoltes de plantes et d'autre part par l'exploitation des données recueillies dans la banque de données « AUBLET » (HOFF *et al.*, 1989), sur la Guyane.

La banque de données « AUBLET » rassemble actuellement environ 110 000 spécimens d'herbier de Guyane française représentant plus de 6000 espèces récoltées dans 2000 localités différentes par près de 600 botanistes depuis 1763. Toutes les localités ont été associées à un bassin hydrographique ou à une autre unité géographique (massif montagneux).

Recueil des informations

Le recueil des informations se réalise d'abord par des prospections de terrain et un inventaire des formations végétales de toute la zone. Cependant, les observations et la récolte de spécimens d'herbier n'ont pas pu se faire d'une manière systématique dans tout le bassin du Sinnamary, étant donné l'importance de l'aire d'étude et l'inaccessibilité de certaines régions.

Dans la mesure du possible, toutes les plantes fertiles ont été récoltées. Chaque récolte fournit des informations qui sont introduites dans la base de données « AUBLET ». Ces informations sont, principalement : le nom de l'espèce, la localité avec ses coordonnées géographiques, la date, l'altitude, la formation végétale de collecte, la hauteur de la plante et son type biologique, le collecteur, le numéro de collecte, l'herbier de dépôt…

La caractérisation des formations végétales a été réalisée sur la base des plantes récoltées, et à l'aide des références suivantes - LINDEMAN, 1953 ; DE GRANVILLE, 1979, 1986 et 1992 ; HOFF, 1991.

Les formations végétales étudiées sont les suivantes :

– la forêt primaire de basse altitude de terre ferme, avec ses faciès de pente et de crête, et la végétation associée aux criques en sous-bois et aux bas-fonds boueux intraforestiers ;

– les forêts ripicoles au sens large qui regroupent tous les groupements forestiers associés aux berges des rivières ; les forêts ripicoles au sens strict, c'est-à-dire la frange ripicole de la forêt précédente, les forêts inondables ou forêts sur flat, les pinotières et les forêts marécageuses.

– les groupements non forestiers des berges, les formations sur sables et sur rochers, les groupements de rochers de sauts et de rapides, la végétation aquatique et semi-aquatique herbacée ou arbustive, comme les pripris ou les marécages à broussailles ;

– les formations végétales secondaires et anthropiques le long des routes et au niveau du site du barrage de Petit-Saut.

Calculs

Plusieurs calculs concernant la biodiversité sont ensuite effectués.

La richesse relative des formations végétales.– Pour chaque formation végétale, le nombre d'espèces pour l'ensemble de la Guyane est calculée (HOFF & BRISSE, 1990, HOFF *et al.*, 1990). Puis ce calcul est réalisé au niveau d'unités géographiques plus précises, comme le bassin du Sinnamary. Ainsi, on peut évaluer la richesse spécifique relative de tel ou tel type de végétation dans une région considérée par rapport à sa richesse générale en Guyane. Par hypothèse, une formation végétale sur le Sinnamary est remarquable lorsque le nombre d'espèces de cette formation, par rapport à la même formation pour l'ensemble de la Guyane est supérieur à la richesse spécifique totale du Sinnamary, par rapport au nombre total d'espèces en Guyane.

Le nombre et le pourcentage des récoltes globales, et des récoltes par espèce, par formation végétale, par localité et par unité géographique permettent de discuter les résultats.

Calcul de l'originalité.– Afin de rechercher les espèces remarquables, la Guyane a été partagée en 14 quadrats de 1° de côté, puis en 41 quadrats de 30' de côté, et enfin en 141 quadrats de 15' de côté. Le nombre total d'espèces de chaque carré a été calculé, puis les noms des espèces sont extraits. La liste floristique de chaque quadrat est comparée ensuite à celle de tous les autres. Les espèces qui ne

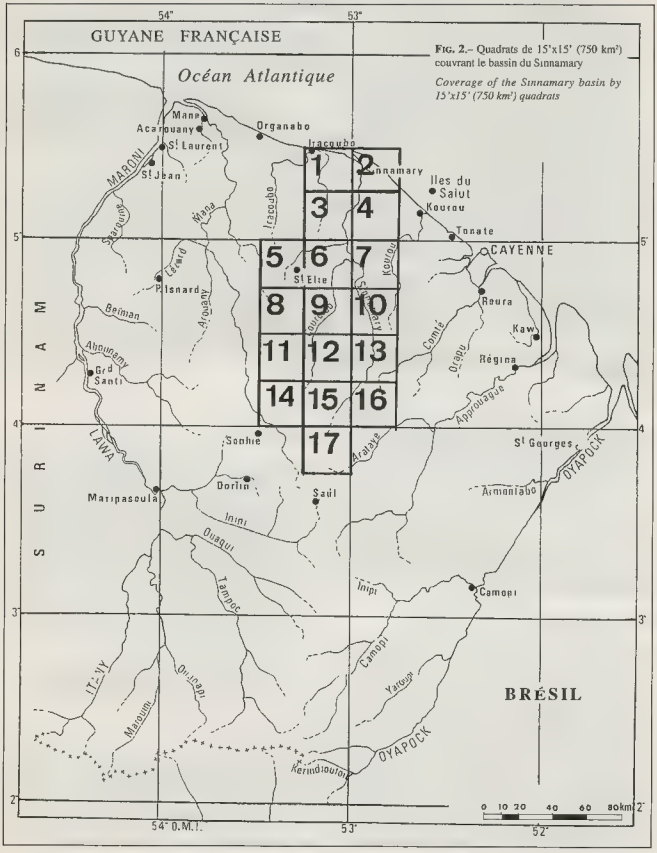


FIG. 2.– Quadrats de 15'x15' (750 km²) couvrant le bassin du Sinnamary

Coverage of the Sinnamary basin by 15'x15' (750 km²) quadrats

sont présentes, pour la Guyane, que dans le carré considéré sont ainsi mises en évidence. La chorologie de ces taxons à aires limitées, appelés « espèces remarquables », est ensuite discuté. Il s'avère que seuls les quadrats de 15' de côté, soit environ 750 km², sont significatifs. Les découpages plus larges (1° et 30') mettent en évidence beaucoup trop d'espèces.

Les quadrats ne suivent pas les contours géographiques des fleuves de Guyane. Ainsi, les 17 quadrats sélectionnés traitent les données recueillies sur une superficie de 12750 km². Afin de préciser l'originalité réelle de la flore du secteur étudié, les localités extérieures aux limites du bassin du Sinnamary, pour les quadrats à cheval sur plusieurs bassins hydrographiques, ont été éliminées lors du traitement.

La répartition de ces espèces remarquables est ensuite analysée à partir des spécimens d'herbier, des flores, de la « *Check-list of the Plants of the Guianas* » (BOGGAN *et al.*, 1992), de l'atlas de la flore de Guyane (CREMERS & HOFF, 1990, 1992, 1993 et 1994) et des autres publications.

TABLEAU I.– Nombre d'espèces, dans le bassin du Sinnamary, par grande unité de la systématique.

Number of species by great systematic unit, in the Sinnamary basin.

	Nombre d'espèces	Pourcentage de la flore du Sinnamary	Pourcentage par rapport à l'ensemble des espèces connues de Guyane
Dicotylédones	837	69 %	23 %
Monocotylédones	207	17 %	18 %
Ptéridophytes	125	10 %	37 %
Gymnospermes	1		20 %
Total	**1170**		**23 %**
Bryophytes-Musci	20	2 %	10 %
Hépatiques	20	2 %	10 %
Lichens	1		
Total	**1212**		**18 %**

TABLEAU II – Nombre de taxons en Guyane par grande unité de la systématique.

Number of taxons by great systematic unit, in French Guiana.

	Nombre d'espèces en Guyane
Dicotylédones	3567
Monocotylédones	1172
Ptéridophytes	334
Gymnospermes	5
Charophytes	3
Total	**5081**
Bryophytes-Musci	233
Hépatiques	247
Lichens	455
Champignons	262
Algues	488
Total général	**6766**

TABLEAU III.– Richesse spécifique de quelques régions de Guyane.

Specific richness from any natural region in French Guiana.

Région	Nombre d'espèces	Nombre de spécimens
Bassin du Sinnamary	1212	6137
Montagnes de la Trinité	441	1335
Région de Paul-Isnard	638	1706
Montagne de Kaw	1082	3284
Montagnes de l'Inini	1111	4046
Arataye-Nouragues	1286	7424
Piste de Saint-Elie	1660	10651
Région de Saul	2554	11108
Bassin du Maroni	625	2080
Bassin du Camopi	712	1459
Bassin de la Comté	1112	3349
Bassin de la Mana	1305	3722

TABLEAU IV.– Nombre d'espèces remarquables par quadrat de 750 km² (-) ; données non traitées car les localités sont extérieures au bassin du Sinnamary.

Number of remarquables species by 750 km² quadrat.

Numéro et nom du carré		Nombre de spécimens	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces remarquables
1	Piste de Saint-Elie	10651	1994	-
2	Bourg de Sinnamary	1438	581	15
3	Petit-Saut 2	1538	635	1
4	Petit-Saut 1	1153	418	1
5	Village de Saint-Elie	81	41	0
6	Saut Kawènn	717	289	3
7	Saut Vata	141	74	1
8	Montagne de la Trinité	1441	576	-
9	Moyen-Kourcibo	0	0	0
10	Saut Takari-Tanté	1267	316	0
11	Haut Kourcibo 2	229	74	-
12	Haut-Kourcibo 1	61	26	0
13	Saut-Stéphanie	549	210	1
14	Monts Barruol	5	4	-
15	Crique Jupiter	438	144	-
16	Crique Balenfois	50	19	-
17	Saut Maipouri	0	0	0

Répartition des observations

Dans le bassin du Sinnamary, qui représente un peu moins de 7 % de la Guyane, 6137 spécimens d'herbier ont été récoltés dans 80 localités différentes. Globalement, la flore du bassin du Sinnamary commence à être assez bien connue car, avec plus de 6000 récoltes botaniques, elle est maintenant au-dessus du niveau de connaissance d'autres régions (TAB. III), comme le bassin voisin de la Comté (3400 spécimens), de la Mana (3700 spécimens), de la région de Kaw (3300 spécimens) ou des Montagnes de l'Inini (4000 spécimens) ou la région de Trois-Sauts (5000 spécimens). Mais d'autres régions sont bien mieux prospectées, comme la région de Cayenne (18000 spécimens) ou de Saul (12000 spécimens), la Piste de Saint-Elie (10000 spécimens), l'Arataye-Nouragues (7500 spécimens). Cet inventaire est plus complet que celui des Tumuc-Humac (1300 spécimens), de la route Régina - Saint-Georges (2000 spécimens), récemment ouverte à l'exploration botanique, des Montagnes de la Trinité (1300 spécimens) ou la région de Paul-Isnard (1000 spécimens). Les spécimens sont déposés à l'herbier du Centre ORSTOM.

Parmi ces récoltes, seuls 3792 spécimens sont déterminés au niveau de l'espèce, soit 62 %. En effet, beaucoup de spécimens sont des récoltes récentes (1990 - 1994) et sont en cours de détermination ou de vérification par les spécialistes des familles concernées.

Répartition par collecteur

Au total, 33 botanistes ont fait des observations sur le Sinnamary. Les principales collections sont celles de : BERTHET P. (73 spécimens), BILLIET F. et JADIN B. (191), BORDENAVE B. (655), CREMERS G. (155), DEWARD G. (294), GRANVILLE - B (55), GRANVILLE J.J. DE *et al.* (649), HALLÉ F. (57), HOFF M. (1879), LESCURE J.-P. (62), LOUBRY D. (810), MORI S.A. *et al.* (315), OLDEMAN - B (294), OLDEMAN R.A.A. (66), PASCH (123), PRÉVOST M.F (138), SABATIER D. (178), TOSTAIN O. (61).

Les spécimens les plus anciens du Sinnamary (AUBLET, 1762-1764 ; LEBLOND 1787-1789 ; LEPRIEUR, 1837-1839) n'ont pu être utilisés car leurs localisations sont très incomplètes. La majeure partie des récoltes exploitées a été faite dans le cadre des études relatives à l'environnement du barrage de Petit-Saut - étude d'impact comprise - (HOFF, 1993b). Il s'agit des récoltes HOFF (1879 spécimens), GRANVILLE (512), LOUBRY (810), BORDENAVE (655), PRÉVOST & SABATIER (316), PASCH (123) soit au total 4295 spécimens (70 % de toutes les récoltes).

Répartition par localité

Les principales localités de collectes sont les suivantes : Piste de Petit-Saut et site du barrage (880), Crique Grégoire (544), Crique et Montagne Plomb (980), D.Z. de Crique Jupiter (363), D.Z. de Saut Aimara (268), D.Z. de Saut-Dalles (510), D.Z. du Haut-Kourcibo (349), Saut Kawènn - Crique Kourcibo (318), Saut Parasol (182), Saut Stéphanie (175), Saut Takari-Tanté (326).

La répartition des spécimens par localité montre nettement les faibles récoltes au niveau des sauts du moyen Sinnamary, de Saut-Vata à Saut Takari-Tanté et au-dessus de Saut-Stéphanie (mis à part Saut-Parasol). Ces lacunes ont été partiellement comblées lors d'une mission en janvier 1992. Le Kourcibo en amont de Saut Kawènn est pratiquement inconnu, même dans la partie qui va être submergée.

Répartition par type biologique

Pour les plantes supérieures, on relève 680 espèces ligneuses, dont 510 espèces d'arbres et autres plantes à port arborescent comme les palmiers, et 390 espèces herbacées. Le nombre d'épiphytes est élevé, avec 320 espèces, par contre les lianes sont moins nombreuses, environ 170 espèces, et sont souvent sous-échantillonnées.

RICHESSE FLORISTIQUE ET BIODIVERSITE

Richesse floristique

Au total, 1212 espèces ont été recensées. Une augmentation de 47 % des récoltes entre 1991 et début 1993 (1500 spécimens) n'entraîne qu'une augmentation du nombre d'espèces de 18 %, tandis qu'une augmentation de 1400 spécimens en 1993-1994 (soit de 30 %) accroît le nombre d'espèces de 22 %. Il est probable que la flore des berges du Sinnamary est maintenant assez bien connue, sauf peut-être pour les arbres de grande taille qui n'ont pas de comportement ripicole et donc n'ont pu être récoltés en fleur ou en fruit sur les berges, et pour les lianes.

Le tableau I présente la répartition des espèces par unité taxonomique.

Par rapport aux chiffres globaux calculés pour la flore de la Guyane (TAB. II), les ptéridophytes sont sur-représentées dans le bassin du Sinnamary (près de 10 % des végétaux insulaires) alors que pour l'ensemble de la Guyane ils n'en représentent que 6 %, (HOFF & CREMERS, 1994), tandis que les monocotylédones sont nettement sous-représentées. La présence à Cayenne d'un spécialiste des ptéridophytes (G. CREMERS, Conservateur de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne) a permis une bonne détermination des spécimens de ce groupe. L'absence de formations ouvertes (inselbergs, savanes, groupements anthropiques...) explique partiellement, d'autre part, la relative rareté des monocotylédones. Les bryophytes, les hépatiques, les lichens, les champignons, et les algues n'ont pas été récoltés systématiquement dans le bassin du Sinnamary et ne peuvent dans ces conditions être pris en considération

Globalement, le bassin du Sinnamary présente une richesse floristique assez faible (HOFF *et al.*, 1990). Le tableau III présente quelques richesses spécifiques pour dif-

férentes régions de Guyane (plantes inférieures exclues). Avec un nombre de récoltes déterminées équivalent, les bassins de la Comté et de la Mana rassemblent respectivement 1100 et 1300 espèces. Ce sont des zones géographiquement comparables au bassin du Sinnamary. La région de la Piste de Saint-Elie est plus riche (1660 espèces). Avec plus de 10000 récoltes sur moins de 500 km², la Piste de Saint-Elie a bénéficié d'un inventaire floristique quasi exhaustif. De plus, la présence de savanes, de formations marécageuses et de groupements rudéraux dans la partie nord de cette zone ajoute plusieurs centaines d'espèces.

Par contre, on peut noter que, sur des surfaces nettement plus faibles ou dans des zones moins bien récoltées des richesses floristiques équivalentes peuvent être rencontrées : Haut-Marouini (GRANVILLE *et al.*, 1990), Route Régina - Saint-Georges (CREMERS & HOFF, 1991), région de Paul-Isnard (GRANVILLE *et al.*, 1991).

En excluant les zones de montagnes, non touchées directement par le barrage de Petit-Saut, le bassin du Sinnamary présente une biodiversité comparable à celle des bassins des rivières voisines. La connaissance actuelle est cependant encore fragmentaire et il est probable que 200 à 300 espèces supplémentaires sont présentes.

Les espèces remarquables

La recherche des espèces remarquables par le calcul de l'originalité a permis de relever 22 espèces. Le tableau IV donne le nombre d'espèces remarquables pour les 17 quadrats situés au niveau du bassin du Sinnamary (FIG. 2).

Le nombre total d'espèces remarquables dans le bassin proprement dit est faible, 7 taxons (plus une variété présente dans plusieurs quadrats). On peut les rassembler en deux catégories : deux espèces endémiques et six espèces à faible répartition.

Deux autres groupes ont également été mis en évidence par cette méthode : les espèces aquatiques ou semi-aquatiques rares en Guyane (4) et les espèces anthropiques rares (11). Les espèces aquatiques présentent un intérêt évident du fait des risques d'invasion biologique lors de la mise en eau du barrage de Petit-Saut. Il en est de même des plantes rudérales et anthropiques, car les abords du barrage vont certainement être envahis par une flore exotique (GUILLAUMET & MORAT, 1990)

Les espèces endémiques

Deux espèces sont endémiques du Bas-Sinnamary : *Aristolochia flava* Poncy (P. BLANC, comm. pers.) et *Turnera rupestris* Aublet var. *rupestris*.

• ***Aristolochia flava***

Aristolochia flava (PONCY, 1988) n'a été trouvée qu'au niveau de Petit-Saut, dans un sous-bois de forêt dense (PRÉVOST, 1770).

• ***Turnera rupestris* var. *rupestris***

Cette espèce est limitée à la partie basse du Sinnamary, entre Petit-Saut et les Sauts Vata et Kawènn. Elle est présente dans plusieurs quadrats (quadrats 3, 4, 6 et 7). Elle n'a été trouvée qu'une seule fois en aval de Petit-Saut, à Saut Kerrenroch (quelques pieds). *Turnera rupestris* aurait été vue en amont de Saut Takari-Tanté, mais sa détermination n'a pas été confirmée (Comm. pers. P. BIRNBAUM et P. BLANC). La mise en eau du barrage va probablement faire disparaître cette espèce dont les principales stations vont être recouvertes par plus de 20 m d'eau du lac de retenue (HOFF, 1993a).

Les espèces à faible répartition

• ***Commelina obliqua*** : Commelinaceae rupicole et ripicole, elle n'a été trouvée, en Guyane, que sur des rochers au bord du Sinnamary au niveau de Saut-Parasol (Oldeman - B 2328).

• ***Connarus erianthus*** (Connaraceae) est une liane ligneuse récoltée dans les forêts ripicoles de la crique Tigre (Oldeman - B 1163). C'est sa seule station en Guyane mais elle est présente au Surinam.

• ***Xylopia pulcherrima*** (Annonaceae) est un arbre de forêt ripicole. Il est présent, en Guyane, à Saut Bérard (OLDEMAN 1529), mais vient d'être déterminé par P.J M. Maas sur des spécimens de la Piste de Saint-Elie (PRÉVOST *et al.* 2977 ; PURWANTO 411 ; SABATIER *et al.* 3872, 3864, 3937). L'aire de répartition de *X. pulcherrima* englobe le Surinam et le Guyana.

• ***Smilax cinnamommea*** (Smilacaeae) est une liane qui a été trouvée dans l'Ile de Cayenne (GELY 139) et peut-être à Saut-Tigre (OLDEMAN - B 1247). Mais sa détermination n'est pas certaine en l'absence de révision de la famille des Smilacaceae.

• ***Vanilla leprieuri*** (Orchidaceae) est une liane épiphyte qui a été récoltée à Camp Saint-Georges sur la route de Petit-Saut (BILLIET & JADIN 4800).

• Une autre espèce, bien que plus commune, et présente également au Surinam et au Guyana, est assez peu fréquente en Guyane. Il s'agit de ***Randia formosa*** (= *Rosenbergiodendron formosum* (Rubiaceae). Elle ne se trouve, en Guyane, qu'en zone littorale, et sa station la plus au sud est Saut-Tigre, en amont de Petit-Saut.

Les espèces aquatiques et semi-aquatiques remarquables

La connaissance des espèces aquatiques, semi-aquatiques et hydrophiles est importante du fait des risques d'invasion du lac de retenue du barrage. On dénombre 904 espèces pour les zones humides de Guyane dont 600 espèces aquatiques et semi-aquatiques. On peut noter l'importance relative des Monocotylédones (255 espèces) et des Ptéridophytes (90 espèces), par rapport au nombre de Dicotylédones (391 espèces).

L'analyse de la flore du bassin du Sinnamary a montré que quelques espèces aquatiques sont remarquables. Elles s'ajoutent aux espèces déjà citées par DESSILLONS *et al* (1989), BONNET *et al.* (1988), CHAMPEAU (1991) et CHAMPEAU *et al.*, (1991).

• ***Acisanthera crassipes*** (Melastomataceae) a été trouvée sur la crique Karouabo, petit fleuve côtier proche du Sinnamary (RAYNAL-ROQUES 21528), sur le Kourou à Goudronville (BENOIST 1501), sur la rivière Montsinéry (MÉLINON 23) et dans l'Ile de Cayenne (DUCATILLON 27) Cette espèce est présente au Guyana et au Brésil (WURDACK, 1993).

• ***Nitella dictyosperma*** (Characeae) n'est connue que de la crique Alexandrine, à l'embouchure du Sinnamary (RAYNAL-ROQUES 21526) (GUERLESQUIN, 1981 ; GUERLESQUIN *et al.*, 1991).

• ***Marsilea polycarpa***, une Ptéridophyte, a été trouvée au XIX[ème] siècle par LEPRIEUR (237, 383) et plus récemment Route de l'Anse (RAYNAL-ROQUES 19859). Cette fougère aquatique a une vaste répartition (Colombie, Venezuela, Guyana, Surinam, Brésil -Amapa, Bahia, Para).

• ***Wolffiella lingulata*** (Lemnaceae) se trouve dans la crique Alexandrine, un marais profond en arrière du littoral sur la route de l'Anse (RAYNAL-ROQUES 21235). Elle est présente dans toute l'Amérique tropicale et subtropicale (LANDOLT, 1986).

Les espèces anthropiques rares

Les espèces anthropiques remarquables ont été, pour la plupart, introduites récemment dans le cadre de l'installation d'agriculteurs autour de Sinnamary. BARRAU (1990) présente une synthèse sur les plantes liées à l'agriculture tropicale. Certaines espèces ne se trouvent, en Guyane, que dans cette zone. Il s'agit des plantes suivantes.

Clitoria falcata, Glycine max, Macroptilium atropurpureum, Ormosia paraensis et *Vigna repens* (Fabaceae) ont été introduites dans des exploitations agricoles sur la crique Conneau ou dans les environs du bourg de Sinnamary.

Plusieurs Poaceae introduites n'ont également été retrouvées que dans cette région. Il s'agit de *Brachiaria arrecta, Digitaria fuscescens, Paspalum boscianum* et *Paspalum pilosum*. L'origine de ces espèces est respectivement l'Afrique tropicale, l'Asie tropicale, le sud de l'Amérique du Nord et l'Amérique tropicale (JUDZIEWICZ, 1990). Ces espèces se sont parfois intégrées aux groupements de savanes littorales.

Enfin, on note la présence de *Kyllinga sesquiflora* (Cyperaceae) et *Azadirachta indica* (Meliaceae) à Sinnamary, deux espèces pantropicales et anthropiques.

RICHESSE PAR FORMATION VÉGÉTALE

La richesse floristique des principales formations végétales du bassin du Sinnamary est donnée dans le tableau V.

TABLEAU V.– Répartition des espèces par grande formation végétale pour le bassin du Sinnamary.

Species repartition by vegetation type for the Sinnamary basin.

Formations végétales	Nombre total d'espèces	Nombre de Dicot.	Monocot.	Pteri.
Forêts primaires de basse altitude	967	643	176	105
Forêts de pente de basse altitude	77	35	27	15
Criques forestières	46	10	19	17
Bas-fonds forestiers	33	9	15	9
Forêts ripicoles *sensu lato*	669	437	107	83
Forêts ripicoles	492	322	71	57
Forêts marécageuses	90	23	45	22
Forêts inondables	219	159	25	35
Pinotières	62	17	32	13
Formations ripicoles ouvertes	103	64	29	10
Berges de cours d'eau	93	58	24	10
Berges sableuses	47	23	20	4
Berges rocheuses	18	11	3	3
Lits des rivières	3	0	2	1
Rochers de sauts et rapides	14	10	3	0
Propis	7	5	2	0
Végétation secondaire	111	76	24	11

L'évaluation de la richesse floristique des groupements végétaux du Sinnamary se fait par comparaison entre le nombre d'espèces par groupement végétal, sur le Sinnamary, et le nombre total d'espèces pour ce même groupement en Guyane (TAB. VI). On constate ainsi (tableau VII) que certains groupements sont proportionnellement plus riches que d'autres. Dans cette comparaison, il faut tenir compte de la richesse spécifique du bassin du Sinnamary par rapport au nombre total d'espèces en Guyane : 1170 espèces de plantes supérieures pour 5081 taxons en Guyane, soit 23 % environ. Les taux de collecte par groupement interviennent également dans cette analyse.

Les groupements végétaux les plus remarquables sont les suivants, par ordre décroissant :

• Les berges sableuses. Elles regroupent 73 % des espèces de Guyane, mais également 73 % des spécimens. Ces formations psamophiles sont rarement échantillonnées hors du Sinnamary, car la flore y est banale. Leur grande extension est liée en partie à l'exploitation aurifère qui a constitué des îlots artificiels.

• Les forêts inondables, avec 219 espèces sur les 417 espèces de Guyane, soit 53 %, sont particulièrement importantes le long du Sinnamary où elles occupent la moitié de la longueur des berges. Elles ont été bien prospectées, avec 55 % des récoltes de Guyane.

• Les pinotières ou groupements à *Euterpe oleracea* rassemblent 36 % de la flore des pinotières guyanaises.

Tableau VI.– Répartition des espèces par grande formation végétalepour l'ensemble de la Guyane

Species repartition by vegetaion type for the all French Guiana

Formations végétales	Nombre total d'espèces	Nombre de Dicot.	Monocot.	Pteri.
Forêts primaires de basse altitude	4236	2513	611	262
Forêts de pente de basse altitude	645	447	102	86
Criques forestières	226	77	64	78
Bas-fonds forestiers	222	101	54	50
Forêts ripicoles *sensu lato*	2205	1535	356	189
Forêts ripicoles	2018	1428	320	156
Forêts marécageuses	319	155	99	61
Forêts inondables	417	227	75	96
Pinotières	172	50	68	45
Formations ripicoles ouvertes	923	322	127	57
Berges de cours d'eau	601	290	120	53
Berges sableuses	64	32	27	5
Berges rocheuses	51	23	15	11
Lits des rivières	174	16	17	8
Rochers de sauts et rapides	71	43	14	4
Pripris	418	46	9	5
Végétation secondaire	2181	1536	411	123

• Les berges rocheuses. En aval des sauts importants, les berges sont souvent constituées de rochers qui abritent le tiers des espèces guyanaises inféodées à ce milieu.

• Les forêts ripicoles, *sensu lato*, regroupent la forêt ripicole proprement dite, c'est-à-dire les quelques mètres de la forêt primaire strictement inféodée à l'ouverture due à la rivière, la forêt marécageuse, la forêt inondable et les pinotières. Elles rassemblent près de 1/3 des espèces guyanaises et 22 % des collectes.

• Les forêts marécageuses, dominées par *Triplaris weigeltiana*, rassemblent 90 des 319 espèces de Guyane, soit 28 %. Elles ont localement une très grande extansion.

Certains groupements sont dans la moyenne guyanaise :

• La forêt dense primaire de basse altitude compte 23 % des espèces forestières de Guyane. Il en est de même pour la forêt ripicole proprement dite (24 %). A noter cependant le faible taux de collecte dans la forêt primaire (12 %).

• Les groupements intra-forestiers particuliers, comme les criques forestières et les bas-fonds forestiers ne sont pas particulièrement riches, avec 15 à 20 % des espèces guyanaises. Ils sont cependant rarement distingués de la forêt primaire proprement dite, sur les étiquettes d'herbier.

• Les groupements de rochers de sauts, quoique bien échantillonnés (35 % des spécimens), ne sont pas très originaux (20 % des espèces guyanaises)

• Les groupements de berges ouvertes, dans leur ensemble, ne sont pas particuliers, surtout si l'on enlève les algues (* sur le tableau VII).

Les autres groupements sont, proportionnellement, plus pauvres. Il s'agit des formations suivantes :

• Les forêts de pente de basse altitude, 77 espèces sur 645, soit 12 %, mais ce groupement est souvent mal individualisé dans la banque de données et les chiffres ne sont pas significatifs.

- La végétation aquatique des lits des rivières est très pauvre (2 %), et même si l'on supprime les algues, elle n'atteint pas 6 % des espèces guyanaises. Les résultats sont semblables pour les pripris. Ceux-ci ne sont importants et riches en espèces que dans la frange côtière de la Guyane.

Les groupements les plus pauvres sont les groupements d'origine anthropique, avec 111 espèces sur 2181, soit 5 %. Le Sinnamary est peu touché par l'activité humaine, à peine 2 % des spécimens y ont été récoltés.

Tableau VII.– Comparaison du nombre de spécimens et d'espèces par formation végétale entre le bassin du Sinnamary et la Guyane (* algues exclues).

Vegetation species richness comparison between Sinnamary basin and the all French Guiana.

Formations végétales	Nombre total de spécimens sur le Sinnamary	Guyane	% spéc. sur le Sinnamary par rapport à l'ensemble de la Guyane	% esp. sur le Sinnamary par rapport à l'ensemble de la Guyane
Forêts primaires de basse altitude	4373	37382	12 %	23 %
Forêts de pente de basse altitude	266	4016	7%	12 %
Criques forestières	92	559	16%	20 %
Bas-fonds forestiers	204	357	57%	15 %
Forêts ripicoles *sensu lato*	2344	10833	22%	30 %
Forêts ripicoles	1338	8711	15%	24%
Forêts marécageuses	268	802	33%	28%
Forêts inondables	677	1225	55%	53%
Pinotières	145	326	44%	36%
Formations ripicoles ouvertes	315	2329	14%	11% (*20)
Berges de cours d'eau	263	1512	17%	15% (*20%)
Berges sableuses	111	152	73%	73%
Berges rocheuses	40	89	45%	35%
Lits des rivières	3	251	1%	2% (* 6%)
Rochers de sauts et rapides	60	171	35%	20%
Pripris	22	767	3%	2% (*12%)
Végétation secondaire	223	9324	2%	5%

Il sera très intéressant de suivre l'arrivée des plantes rudérales après la mise en eau du barrage afin de mieux comprendre l'impact de cet aménagement sur la biodiversité.

La richesse spécifique des formations aquatiques, marécageuses ou associées à des rizières a été calculée. Au total, 600 espèces peuvent être considérées comme aquatiques ou semi-aquatiques, dont 257 pour les marais proprement dit. Les rizières rassemblent 76 espèces. Dans le site de Petit-Saut, on compte 111 espèces aquatiques ou semi-aquatiques soit 19 % de la flore des milieux humides de Guyane. Ce chiffre est remarquable vu le peu de formations aquatiques ouvertes.

CONCLUSION

La flore des berges du Sinnamary est encore imparfaitement connue. Une dizaine de formations végétales ouvertes (berges sableuses et rocheuses) ou fermées (forêts marécageuses, inondables et ripicoles) bordent les rives du fleuve. La flore des berges du Sinnamary est encore relativement mal connue. Environ 20 % des spécimens guyanais des bords des fleuves et rivières y ont été récoltés - forêts ripicoles *sensu lato* et formations ripicoles ouvertes - soit 2659 spécimens sur 13162. Ces spécimens rassemblent près de 25 % des espèces inféodées aux cours d'eau (772 sur 3128). Le nombre de spécimens par espèce, (qui indique le taux de récolte), montre que celui-ci est encore inférieur, sur le Sinnamary (3,4), à celui de l'ensemble de la Guyane pour ces mêmes milieux (4,2).

Les formations les plus remarquables floristiquement sont rupicoles : les berges sableuses et rocheuses, les forêts marécageuses, les pinotières et les forêts inondables. En revanche, la forêt dense de basse altitude est peu originale, ou du moins ne diffère pas fondamentalement de celles de la Piste de Saint-Elie ou de la station de l'Arataye ; elle a toutefois été moins prospectée. Les végétations secondaires sont également moins riches, mais elles n'ont été que peu prospectées.

La recherche des espèces remarquables a permis de mettre en évidence 8 taxons dont l'aire est limitée au bassin proprement dit. Mais des récoltes récentes ont réduit ce nombre à 5. Quinze autres espèces ne sont actuellement connues que de la région côtière autour de Sinnamary, mais ce sont essentiellement des espèces introduites ou des plantes aquatiques traditionnellement peu récoltées par les botanistes. Le calcul de l'originalité, s'il permet de détecter certaines espèces rares, mais pas toutes, montre aussi les défauts de récolte en pays tropicaux.

Peu d'espèces sont endémiques du bassin du Sinnamary : *Aristolochia flava*, en sous-bois forestier et *Turnera rupestris* var. *rupestris*, petit arbuste, adapté aux rochers des sauts, qui domine certains faciès de broussailles ripicoles à Saut-Vata et à Saut-Kawènn. Son écologie est assez rustique, il résiste à de fortes variations de niveau et de courant des eaux du fleuve lors des crues. Outre son intérêt taxonomique, il pourrait éventuellement être une espèce recolonisant les parties de berges rocheuses du lac de retenue du barrage de Petit-Saut. Les autres espèces remarquables le sont plutôt par défaut de récoltes.

La mesure de la richesse relative des formations végétale montre que quatre types de végétation paraissent remarquablement riches sur le Sinnamary : les formations des berges sableuses (73 % des espèces guyanaises) et rocheuses (35 % des espèces), les forêts inondables (53 % des espèces) et enfin les pinotières (36 % des espèces). Néanmoins, certaines informations telles que « berges sableuses », « berges rocheuses », « bas-fonds forestiers », etc., sont rarement indiquées sur les étiquettes d'herbier, alors qu'elles ont été systématiquement relevées dans nos propres récoltes. Les résultats concernant la richesse relative des formations végétales sont fonction de la précision des indications écologiques indiquées sur les étiquettes d'herbier et de la qualité des inventaires floristiques.

REMERCIEMENTS

Les travaux présentés dans cette note sont les fruits de plusieurs missions sur le Sinnamary. Je tiens à remercier tous mes camarades de terrain qui ont organisé ou participé à certaines de ces missions, et plus particulièrement l'équipe d'hydrobiologie du Centre ORSTOM de Cayenne, avec L. TITO DE MORAIS et L. LAUZANNE, le laboratoire d'environnement de Petit-Saut avec P. CERDAN, S. RICHARD et V. HOREAU, ainsi que nos piroguiers G. ELFORT, A. AMESINA, P. VILLANOVE. Mes collègues G. CREMERS et J.J. DE GRANVILLE ont bien voulu relire cette étude pour y apporter leurs connaissances. B. BORDENAVE m'a permis d'utiliser ses nouvelles données.

BIBLIOGRAPHIE

BARRAU, J., 1990.– Diversité et uniformité : remarques sur l'évolution des flores cultivées tropicales. *Les Cahiers d'Outre-Mer*. 42 (172) : 333-341.

BOGGAN, J., FUNK, V., KELLOFF, C., HOFF, M., CREMERS, G., FEUILLET, C., 1992.– *Check-List of the Plants of the Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana)*. Depart. of. Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. : 1-382.

BONNET, M., VAQUER, A., CHAMPEAU, A. GREGOIRE, A., 1988.- *Etude des macrophytes aquatiques de Guyane dans le cadre du projet de barrage de Petit-Saut*. Rapport final du contrat E 3443 (S.E.I - A.D E.R) : 1-36.

BOYÉ, M., CABAUSSEL, G., PERROT, Y., 1979 – Climatologie. *In* : CNRS-ORSTOM (eds), *Atlas des départements d'outre-mer, 4. La Guyane*. Bordeaux-Talence.

CHAMPEAU, A., 1991.– L'hydrobiologie du site de Petit-Saut Aménagement Hydro-Electrique de Petit-Saut (Guyane). *Compte-rendu des premières journées d'environnement relatives à la protection du site de Petit-Saut*. Cayenne 25-27 mars 1991 Multigr. EDF : 57-63.

CHAMPEAU, A., VAQUER, A., GREGOIRE, A., 1991.– Petit-Saut hydroelectric scheme : vegetal associations of stagnant waters in French Guyana. *Hydroécol. Appl.*, 3 (1) : 111-124.

CREMERS, G., FEUILLET, C., GRACIE, C.A , GRANVILLE, J.J. DE, HOFF, M., MORI, S.A., 1994.– Liste des Phanérogames et des Ptéridophytes de la Région de Saül, Guyane française. *In* : SEPANGUY / C.C.C E. (eds), *Forêt Guyanaise ; Gestion de l'Ecosystème Forestier et Aménagement de l'Espace Régional*. Actes du 2ème Congrès Régional de l'Environnement, Nature guyanaise, numéro spécial, Cayenne . 89-104.

CREMERS, G , GRANVILLE, J.J DE, HOFF, M., 1992.– *Introduction à la Flore et à la Végétation de la région des Montagnes de la Trinité*. Multigra., Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne. 33 p

CREMERS, G., HOFF M , 1990.– *Inventaire taxonomique des plantes de la Guyane française : I. Les Ptéridophytes* Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 1-133.

CREMERS, G., HOFF, M., 1991.– *Etude d'environnement et d'impact concernant la route Régina - Saint Georges Guyane. Botanique et écologie végétale*. Rapport définitif. Convention ORSTOM - D.D E. Multigr. Centre ORSTOM de Cayenne. 62 p.

CREMERS, G., HOFF, M., 1992.– *Inventaire Taxonomique des Plantes de la Guyane française II. Les Orchidaceae*. Collection Patrimoines Naturels. Série Patrimoine Génétique. Secrétariat de la Faune et de la Flore. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 7 : 1-144.

CREMERS, G., HOFF, M., 1993.– *Inventaire Taxonomique des Plantes de la Guyane française. III. Les Cyperaceae et les Poaceae*. Collection Patrimoines Naturels. Volume n° 11. Série Patrimoine Génétique. Secrétariat de la Faune et de la Flore. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 11 : 1-212

CREMERS, G., HOFF, M , 1994.– *Inventaire Taxonomique des Plantes de la Guyane française IV. Les Monocotylédones (Cyperaceae, Orchidaceae et Poaceae exclues)*. Collection Patrimoines Naturels. Volume n° 17. Série Patrimoine Génétique Secrétariat de la Faune et de la Flore. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 17 : 1-252.

DESSILLONS, O , VAQUER, A., CHAMPEAU, A., GREGOIRE, A., 1989.– *Etude des macrophytes aquatiques de Guyane dans le cadre du projet de barrage de Petit-Saut*. Rapport final du contrat SE 3592 (S.E.I - Cabinet Bressac) : 1-282

GRANVILLE, J.J. DE, 1979. *Planche Végétation In* ; CNRS-ORSTOM (eds), *Atlas des départements d'outre-mer, 4. La Guyane*. Bordeaux Talence.

GRANVILLE, J.J. DE, 1986.- Les formations végétales de la bande côtière de Guyane Française. *In* : SEPANGUY-SEPANRIT (eds), *Le littoral guyanais. Fragilité de l'environnement. Nature Guyanaise*, Numéro Hors Série ; X° colloque SEPANRIT, 1er Congrès Régional de l'Environnement, Cayenne 47 63.GRANVILLE, J.J. DE, 1992.– Les formations actuelles des zones côtières et subcôtières des Guyanes. *In* : PROST, M.T. (eds), *Evolution des littoraux de Guyane et de la zone caraïbe méridionale pendant le quaternaire*. Coll. Colloque et Séminaires, ORSTOM, 231 250

GRANVILLE, J.J. DE, HOFF, M., CREMERS, G., 1991. - *Introduction à la flore et à la végétation de la région de Paul Isnard. Massif Lucifer - Massif Dékou Dékou*. Multigr., Centre ORSTOM de Cayenne. 22 p

GUERLESQUIN, M., 1981.– Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 381-404.

GUERLESQUIN, M., COUTE, A , VAQUER, A., 1991. Studies about the family of the Characeae from Guyanas. *Verh. Internat. Verein. Limnol* , 24 : 2673-2677.

GUILLAUMET, J L., MORAT, P , 1990.– Menaces sur la Flore. *Les Cahiers d'Outre-Mer*. 42 (172) : 342-362

HOFF, M., 1991.– Liste des Milieux, Habitats et Formations végétales de Guyane. *Collection Patrimoines Naturels, Vol. 5, Série Patrimoine Ecologique*. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 5 : 1-24.

HOFF, M., 1993a – Contribution à l'étude des Turneraceae des Guyanes . *Turnera rupestris* Aublet, espèce menacée de disparition en Guyane. *Acta Botanica Gallica, 140, (3) : 291-299*.

HOFF, M , 1993b. *Un fleuve tropical : Le Sinnamary (Guyane française). Etude de la flore et de la végétation du site du barrage de Petit-Saut et de ses environs*. Rapport final de la Convention ORSTOM - EDF. . 1-388

HOFF, M., CREMERS, G., 1994. Diversité, biogéographie et écologie des Ptéridophytes de Guyane. In : SEPANGUY / C.C.C E. (eds.), *Forêt Guyanaise ; Gestion de l'Ecosystème Forestier et Aménagement de l'Espace Régional*. Actes du 2ème Congrès Régional de l'Environnement, Nature guyanaise, numéro spécial, Cayenne : 89-104.

HOFF, M., CREMERS, G., FEUILLET, C., GRANVILLE, J.J. DE, 1989.– La banque de Données «AUBLET» de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne (CAY). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 59 : 171 178

HOFF, M , CREMERS, G., GRANVILLE, J J DE, 1990b.– Carte de la richesse en plante de la Guyane française à partir d'un observatoire du patrimoine naturel : la Banque de données «AUBLET» de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne. *Nature Guyanaise*. 4 12-21

HOFF, M., CREMERS, G., GRANVILLE, J.J. DE, 1992 – *Introduction à la Flore et à la Végétation de la région des Nouragues. Saut-Pararé - Arataye - Montagnes Balenfois*. Multigra , Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne. 70 p.

JUDZIEWICZ, E., 1990 - *Poaceae. In* : GÖRTS-VAN RIJN A.R.A. (eds), *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, 187 : 1-727.

LANDOLT, E., 1986.– The family of Lemnaceae - A monographic study. Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae) vol. 2. *Veroff. des Geobot. Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rubel*, Zürich. 71 : 1 - 566.

LINDEMAN, J.C., 1953.– *The vegetation of the coastal region of Suriname* Kemnke en zoon N.V., Utrecht : 1-135.

PONCY, O , 1988. Quatre espèces nouvelles d'*Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) de Guyane française, et remarques nomenclaturales concernant une espèces d'Aublet. *Bull. Mus natn. Hist nat.*, Paris, 4e sér , 10, section B, *Adansonia* n°4 : 337-344.

WURDACK, J J., 1993.– *Melastomataceae. In* : GÖRTS-VAN RIJN A.R.A. (eds), *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, 99 : 1-425.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Sinnamary basin extends over 6000 sq km. in the northern part of French Guiana. The climate is equatorial, with annual rainfall between 3000 mm and 3600 mm. The region under consideration in this work extends over the entire Sinnamary basin, from the Crique Venus to the Saut-Parasol. The coastal area is excluded

The floristic study of the Sinnamary basin was done on the basis of field observations and the use of data collected in the "Aublet" database. This presently includes some 100,000 herbarium specimens from French Guiana, which represent over 6000 species collected in 2000 different localities by nearly 600 botanists since 1763.

As far as possible, all fertile plants from the basin were collected. Each collection provides data which are entered into the "Aublet" database. These data are as follows : the scientific name, the collection locality and its geographical co-ordinates, the date of collection, the elevation, the

habitat or plant formation, the height of the plant and its biological type, the collector's name, the collection number and the Herbarium name. In the Sinnamary basin, 6137 herbarium specimens were collected in 80 different localities by 33 collectors. Among these collections, only 3792 specimens were determined in terms of species, that is 62%

The present flora includes 1212 species: 837 dicotyledons, 207 monocotyledons, 125 pteridophytes, 1 gymnosperm and 41 cryptogams. This richness is comparable to that of neighbouring areas, and its upper limit should be about 1500 species of higher plants, that is a little less than a quarter of the Guianese flora (approximately 5100 species). This relative poorness is due to the absence of any large relief and open plant formations such as grasslands

Several calculations have been done dealing with biodiversity: the relative richness of plant formations and the computation of floristic originality

The relative richness of plant formations

For each plant formation, the number of species for all of Guiana has been calculated. Then, this calculation was applied to the Sinnamary basin. In this way, the specific relative richness of any given type of vegetation can be estimated in relation to the general richness in Guiana. The number and the percentage of overall collections, and collections by species, by plant formation, by locality and by geographical unit are used to discuss the results. The Sinnamary basin contains 23 % of the Guianese flora

This relative richness of plant formations shows that four habitats seem to be richer in Sinnamary basin than in the rest of Guiana: the sandy bank formation (73 % of Guianese species) and the rocky bank formation (35 % of species), the swamps forests (53% of species) and lastly the cabbage palm forest (36 % of species). On the other hand, dense lowland forest is less original

The calculation of floristic originality

In order to search for remarkable species, Guiana was divided into 141 quadrates with a 15' dimension, that is about 750 sq km. The total number of species in each square was calculated. The floristic list of each quadrate is compared with that of all the others. In this way, it is possible to point out which species were not present anywhere else in Guiana outside the square under consideration. This calculation has brought out 22 species, of which 8 in the basin: two endemic species, *Aristolochia flava* and *Turnera rupestris* var. *rupestris*, and six species with restricted distribution, *Commelina obliqua*, *Connarus erianthus*, *Xylopia pulcherrima*, *Smilax cinnamommea*, *Vanilla leprieuri*, *Randia formosa*. Two other groups were also highlighted by this method - aquatic or semi-aquatic species which are rare in French Guiana: *Acisanthera crassipes*, *Nitella dictyosperma*, *Marsilea polycarpa*, *Wolffiella lingulata*, and rare anthropic species: *Clitoria falcata*, *Glycine max*, *Macroptilium atropurpureum*, *Ormosia paraensis*, *Vigna repens*, *Brachiaria arrecta*, *Digitaria fuscescens*, *Paspalum boscianum*, *Paspalum pilosum*, *Kyllinga sesquiflora*, *Azadirachta indica*

The study of the flora of the Sinnamary basin brought out four plant formations which are remarkable in French Guiana: sandy and rocky banks, swamp and wetland and forests, and cabbage palm forests. On the other hand, few remarkable species are to be found there. Additional collections are still required, in the Sinnamry basin as well as in French Guiana as a whole, in order to gain thorough knowledge of the distribution of species.

RÉSUMÉ DE THÈSE

MARIDET Laurence.– La végétation rivulaire, facteur de contrôle du fonctionnement écologique des cours d'eau : influence sur les communautés benthiques et hyporhéiques et sur les peuplements de poissons dans trois cours d'eau du Massif Central. Thèse soutenue le 11 avril 1994 pour obtenir le titre de docteur en Hydrobiologie, spécialité Analyse et Modélisation des systèmes Biologiques. Université Claude Bernard LYON I. (Jury : C. AMOROS, J.-C. LEFEUVRE, J.-M. LEGAY, J. MATHIEU, R.J. NAIMAN, J.G. WASSON).

Les impératifs de gestion de la végétation rivulaire étaient, jusqu'à présent, principalement axés sur des préoccupations d'ordre physique et hydraulique telles que la stabilisation des berges ou les problèmes liés à l'écoulement. Située à l'interface entre le milieu terrestre et aquatique, la ripisylve agit pourtant sur le fonctionnement écologique des cours d'eau. L'étude quantitative de l'influence de la végétation rivulaire sur le fonctionnement écologique de trois rivières du Massif Central a été conduite afin d'obtenir des descripteurs biologiques pertinents et régionalisables dans un but finalisé d'aide à la gestion. La démarche de cette recherche a été établie de manière à étudier le milieu aquatique dans sa globalité, en l'analysant à différents niveaux de perception. De l'ensemble des résultats obtenus se dégagent trois points essentiels où dans chacun d'eux la végétation rivulaire ressort comme un des facteurs de contrôle prépondérant du fonctionnement écologique des cours d'eau.

*** La hiérarchie des facteurs de contrôle**

Dans un premier temps, l'étude des changements induits par la présence ou l'absence de végétation rivulaire arborée, sur la distribution des facteurs trophiques et des organismes associés a mis en évidence l'importance de l'échelle spatiale. En effet les facteurs de contrôle des structures fonctionnelles semblent différer en fonction de l'échelle de perception du système :

• à l'échelle globale du tronçon (10^3 m), les paramètres physiques liés aux contraintes géomorphologiques des formes de vallée, conditionnent la distribution spatiale des facteurs trophiques ;

• à l'échelle plus fine de la station (10^2 m), la composition naturelle et les altérations anthropiques de la végétation rivulaire déterminent le fonctionnement trophique du cours d'eau ;

• enfin à l'échelle des faciès (10 m) ou des micro habitats (10^{-1} m), la répartition de la ressource trophique semble régie à la fois par les caractéristiques hydromorphodynamiques de chaque faciès et par la structure de la végétation rivulaire.

Ce type d'approche multiscalaire entre tout à fait dans la logique du principe de l'organisation hiérarchique des systèmes développé par O'NEIL *et al.* (1986). Ainsi, au sein de la hiérarchie des échelles d'espace et de temps (du bassin versant aux micro-habitats, FRISSELL *et al.*, 1986), les facteurs de contrôle (géomorphologie, végétation, ou d'ordre morphodynamique) semblent présenter une organisation hiérarchisée emboîtée où les niveaux supérieurs contraignent le déroulement des processus qui se produisent aux niveaux inférieurs

Cette description hiérarchique aide à gérer la complexité des systèmes en identifiant des niveaux simples Au vu des résultats précédents, il semble donc primordial lorsque l'on parle de gestion, de toujours évaluer les impacts des aménagements (ici des modifications de la végétation rivulaire) dans un contexte géomorphologique donné, ce qui jusqu'alors n'était pas souvent réalisé. Il paraît donc indispensable de déterminer l'influence des ripisylves à partir d'une typologie basée sur les différents styles géomorphologiques.

*** L'étude de l'écosystème dans ses quatre dimensions**

Approcher un système par une seule de ses dimensions limite le champ d'investigation en rendant difficile, voir impossible, l'interprétation de certains résultats. On trouve ainsi les limites de certaines grandes théories tel que le River Continuum Concept (VANNOTE *et al.*, 1980) ou les zonations piscicoles de HUET (1949), qui en mettant en avant une organisation longitudinale de la faune, négligent les interactions latérales avec la vallée (HYNES, 1975) ou à une plus petite échelle avec le corridor rivulaire (CONNERS & NAIMAN, 1984; CUMMINS *et al.*, 1984). Quant à la dimension verticale qui intéresse un domaine particulier, celui des relations avec le domaine hyporhéique, elle n'a souvent fait l'objet que d'études spécifiques non intégrées à une problématique générale sur le fonctionnement global des écosystèmes. WARD (1989) est l'un des premiers à souligner l'importance de l'organisation spatiale tridimensionnelle des hydrosystèmes à laquelle il rajoute la dimension temporelle.

L'étude du fonctionnement écologique jusque dans le milieu hyporhéique, c'est-à-dire à l'échelle de l'interstice, reste donc originale. Dans cette étude, les résultats relatifs à cette démarche participent pleinement à la compréhension globale du

fonctionnement des écosystèmes étudiés. Ainsi, les résultats concernant la distribution des facteurs trophiques et des invertébrés à l'intérieur du sédiment ont suggéré l'importance relative de la végétation des rives et du bassin versant sur les paramètres de l'habitat, tels que la composition granulométrique et en particulier la quantité de fines particules minérales. Dans ce cadre, la porosité liée à la quantité de fines particules sédimentaires (< 1 mm) est apparue comme un des paramètres pertinents du fonctionnement. Elle ressort comme un des facteurs prépondérants qui régissent la distribution des invertébrés et des variables trophiques à l'intérieur des sédiments. Le déterminisme qui gère la répartition des populations d'invertébrés dans les sédiments semble dans ce cas plutôt d'ordre physique. Les paramètres trophiques agissent plus comme des facteurs secondaires.

Placés dans un contexte géologique qui détermine la nature des sédiments, à une échelle de perception locale (au niveau de l'interstice), les facteurs de contrôle qui conditionnent l'habitabilité du substrat seraient ainsi d'ordre morpho-dynamique (géoformes qui agissent sur l'écoulement de surface, granulométrie).

*** Les descripteurs du fonctionnement trophique**

De cette étude, deux descripteurs pertinents du fonctionnement trophique et un descripteur intégrateur peuvent être retenus :

• la quantité de matière organique détritique évaluée par perte au feu et la biomasse périphytique évaluée par la chlorophylle traduisent "la dualité" du fonctionnement du cours d'eau : fonctionnement conditionné soit par la production primaire, soit par les apports organiques allochtones. Entre ces deux cas extrêmes, toutes les situations intermédiaires peuvent être rencontrées. Ainsi, on a pu observer que dans un cours d'eau où alternent des zones ombragées et des zones éclairées, la diversité des ressources s'accompagne d'une composition plus équilibrée des groupes trophiques fonctionnels. L'hétérogénéité du milieu semble garantir un équilibre de la diversité fonctionnelle ;

• le troisième descripteur, très important et intégrateur des deux premiers, est représenté par les invertébrés benthiques déterminés ici à la famille et regroupés en groupes fonctionnels alimentaires. Ils apparaissent comme de bons descripteurs du fonctionnement trophique des cours d'eau mais une détermination plus précise serait nécessaire pour apporter des éléments de réponse au niveau des paramètres physiques de l'habitat. Par exemple, identifiés jusqu'à la famille, leur classification en fonction de leur rhéophilie est difficile.

Les poissons, en fin de chaîne alimentaire, souvent utilisés comme des descripteurs de ce fonctionnement, ne peuvent être considérés comme tels dans cette étude. En effet, la valeur nutritive des cours d'eau étudiés n'a pas été jugée limitante.

Les différences observées des biomasses de truites, entre les cours d'eau, ont essentiellement été attribuées à des différences de structure d'habitat. A ce niveau, la végétation rivulaire, en complexifiant le milieu crée une diversité propice, entre autres, au développement des populations de salmonidés. Ainsi, le cours d'eau où les structures racinaires de la végétation rivulaire pénètrent dans l'eau, fournissent des abris et caches favorables au développement des stades adultes de la Truite Fario. Les zones les plus éclairées sont préférentiellement occupées par les jeunes stades qui trouvent des conditions plus favorables à leur alimentation. L'alternance de zones ombragées et éclairées, source de diversification de l'habitat, semble être une des conditions nécessaires pour permettre le développement d'une population de truites équilibrée.

Pour cette taille de cours d'eau et à l'échelle de la station, les invertébrés, déterminés à la famille, restent principalement des descripteurs de la structure trophique du cours d'eau alors que les poissons répondent avant tout à la structure physique de leur habitat. Ainsi, l'étude simultanée de ces deux compartiments (invertébrés et poissons) paraît nécessaire pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes abordés dans leur globalité.

La simplification qui consiste à caractériser l'état des écosystèmes et à fournir des informations sur leurs potentialités évolutives par l'intermédiaire d'un descripteur de fonctionnement est une démarche classique en écologie. Elle constitue une aide précieuse pour la gestion de systèmes complexes comme les hydrosystèmes. Bournaud & Amoros (1984) soulignent le problème de l'application généralisée de ces descripteurs à d'autres systèmes à fonctionnement différent. Les descripteurs sont donc bien relatifs à l'état de nos connaissances et au niveau particulier de fonctionnement dans lequel on se place, qui est ici assez global.

Dans notre étude, même si la logique conduirait à une généralisation des résultats à tous les cours d'eau de cette dimension, il paraît nécessaire d'augmenter le nombre de sites étudiés afin de mieux identifier ces descripteurs. Par exemple, une généralisation à des systèmes plus larges comme des fleuves n'apparaît pas envisageable tant les processus diffèrent, et il est vraisemblable que dans de tels systèmes, les descripteurs du fonctionnement trophique seront plus planctoniques que benthiques.

Même si l'ensemble de ces résultats souligne l'importance de la végétation rivulaire comme facteur de contrôle local du fonctionnement écologique des cours d'eau, il reste encore bien des points à approfondir, notamment au niveau de la généralisation de ces résultats à d'autres types géomorphologiques et à d'autres écorégions. Dans le dernier chapitre et dans deux publications présentées en annexe de ce rapport (annexes 10 et 11), nous avons pu toutefois dégager certains principes globaux de gestion des zones rivulaires arborées. Ainsi, après une synthèse du rôle des ripisylves sur le fonctionnement des cours d'eau, nous proposons, d'un point de vue conceptuel et pratique, quelques orientations de gestion de ces zones, simples et applicables dans le respect de la Loi sur l'Eau de janvier 1992.

ANALYSES D'OUVRAGES

M. Bonneau & B. Souchier.– ***Pédologie 2. "Constituants et propriétés du sol".*** **Masson, Paris. 2ème édition, 665 pages, 208 figures, 70 tableaux, 4 planches en couleur, paru en 1994. Prix : 635 francs.**

Il s'agit de la nouvelle édition du tome II de Pédologie qui fait suite à celle de 1979, sous la direction de Ph. Duchaufour et B Souchier. En parcourant les deux parties, *"Les constituants du sol"* et *"Propriétés physico-chimiques des sols"*, on constate vite l'effort consenti pour actualiser et approfondir les connaissances. Quelques éléments en témoignent. L'équipe de rédaction a presque doublé, et avec elle par conséquent le nombre de spécialistes L'ouvrage comporte 200 pages supplémentaires, d'où un apport d'informations considérable qui a conduit les coordonnateurs, M. Bonneau et B. Souchier, à modifier certains chapitres et à en créer de nouveaux. Il est bien évident qu'il appartiendra à chaque lecteur de juger, selon ses compétences, de la pertinence et de l'intérêt de telle ou telle modification. Prenons seulement l'exemple choisi par les coordonnateurs eux-mêmes. Le chapitre *"le Sol et l'Eau"* de la première édition a été réduit de moitié dans la seconde édition et complété par un nouveau chapitre intitulé *"Le transfert de substances solubles"*, où l'accent a été mis sur la modélisation des mécanismes de transferts. On regrettera ici que la relation sol-eau-animaux, basée sur le concept de disponibilité en eau chez les invertébrés édaphiques et sur la notion de porosphère proposée et développée depuis plus de vingt ans par G. Vannier, n'ait pas été au moins ébauchée. Cette relation est pourtant d'une importance capitale pour comprendre l'origine, l'activité et le rôle des animaux dans la formation et le fonctionnement des sols. Enfin, pour terminer cette analyse d'ensemble de l'ouvrage, il faut préciser que l'illustration a été considérablement enrichie et améliorée, avec à la fin du livre, en guise de cerise sur le gâteau, de superbes planches en couleur, très agréables et non moins didactiques, en particulier pour la comparaison des différents types d'humus.

De l'avis des coordonnateurs, certains chapitres constituent des passages essentiels du livre, notamment celui consacré à la Biologie des Sols, rédigé comme dans la première édition par J. Berthelin et F. Toutain, épaulés ici par un troisième auteur, C. Leyval, tous les trois chercheurs CNRS au Centre Pédobiologique de Nancy. Comme l'ensemble de l'ouvrage, ce chapitre a été beaucoup développé - le nombre de pages a presque triplé - et beaucoup enrichi en illustrations. D'emblée, les auteurs ont cherché à se focaliser sur un aspect fonctionnel, en intitulant le chapitre *"Biologie des sols, rôle des organismes dans l'altération et l'humification"*. En privilégiant les connaissances fondamentales, ils ont gommé l'image très méthodologique que ce chapitre pouvait avoir dans la première édition. Ils ont intégré des paragraphes nouveaux et nécessaires sur les interactions entre micro-organismes et argiles d'une part et micro-organismes et agrégats d'autre part, mais aussi sur les interactions entre micro-organismes (symbiose, mutualisme, prédation etc.) et ont développé tout particulièrement la description et le fonctionnement de la rhizosphère. Ce chapitre est donc beaucoup plus intéressant que dans la première édition. Il comporte cependant quelques points discutables. Par exemple, on s'étonnera, dans la présentation des organismes, de trouver les protozoaires inclus à la fois dans le compartiment des micro-organismes et dans celui de la faune. Ces protistes avaient déjà fait l'objet d'une telle confusion ou indécision dans la première édition. D'une manière générale, malgré quelques efforts, la présentation de la faune reste encore trop succincte, voire dans certains cas anecdotique. De plus, même si on ne peut reprocher aux auteurs de ne pas avoir recherché l'exhaustivité, certaines impasses sont regrettables, notamment sur le plan fonctionnel sur lequel se fonde le chapitre. Les auteurs n'ont évoqué ni la stimulation de la minéralisation du carbone ou de l'azote par les protozoaires, ni l'impact de leur relation trophique avec les bactéries dans l'assimilation azotée des racines, ni la relation mutualiste au niveau de la rhizosphère entre plantes, bactéries et protozoaires. Dans ce domaine et à ce propos, on lira avec bénéfice un ouvrage paru également en 1994 et intitulé *"Soil Protozoa"*, édité par J.-F. Darbyshire.

L. PALKA

P. Jouventin.– ***"Enquête sur les Stations de Terrain, Biologie - Écologie"*****, rapport interne CNRS, 225 p., 1994, disponible par demande écrite au Centre d'Études Biologiques de Chizé, 79 360 Villiers en Bois, Prix : 150 francs.**

Le directeur du département des Sciences de la Vie du CNRS, P. Tambourin, a confié à P. Jouventin, directeur de

l'UPR 4701 du CNRS et aussi d'une station de terrain, le Centre d'Études Biologiques de Chizé (Deux Sèvres), le soin de réaliser une expertise et de rédiger un rapport sur les stations biologiques métropolitaines et d'outre-mer. Dans la préface, J.-M. LEGAY, directeur-adjoint du département des Sciences de la Vie, justifie cette demande par la nécessité, plus que jamais pressante, d'établir des projections à long terme pour tenter de prédire l'état futur des systèmes naturels, et d'avoir pour cela des repères spatiaux et temporels, organisés dans un réseau national, ouvert sur le plan international. Les repères, c'est-à-dire les stations de terrain, existent et fonctionnent, mais selon lui de façon trop "confidentielle". Il termine d'une manière quelque peu sibylline en disant que certains "nœuds" du réseau feront bientôt l'objet d'enjeux internationaux et doivent dès maintenant être favorisés. Pour P. Jouventin et son équipe, les stations de terrain prendront dans l'avenir une importance croissante dans le suivi à long terme des milieux et des espèces. Les auteurs font d'ailleurs un parallèle intéressant entre ces stations et les programmes de recherche en écologie d'une durée supérieure à 10 ans. Ils rappellent aussi que le CNRS n'est pas seul à se préoccuper de ces questions, puisque l'Académie des Sciences a réalisé dans le même temps une "*enquête sur les stations de Biologie marine*" et l'Institut Français de l'Environnement un "annuaire des suivis écologiques à long terme".

P. JOUVENTIN, S. HOUTE, M. LACALLE, C. VERHEYDEN et L. JOUVENTIN livrent ici une analyse très approfondie et illustrée des principales caractéristiques des stations de terrain, ainsi qu'un inventaire détaillé de ces stations et des programmes de recherche à long terme. Ils présentent l'ensemble comme un annuaire, ce qui laisse supposer qu'il sera actualisé chaque année. Pour cela, ils se sont appuyés, en partie, sur une enquête réalisée dans les années 1970 par le Professeur C. DELAMARE DEBOUTEVILLE, alors directeur du Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire à Brunoy (Essonne) et du Laboratoire de Moulis (Ariège), c'est-à-dire à la tête d'un laboratoire classique et d'une station de terrain comme l'est actuellement P. JOUVENTIN. L'enquête avait été publiée sous forme d'annuaire par le CNRS en 1972, sous l'égide de la Société Française d'Écologie. Dans le présent rapport, les auteurs commencent en proposant leur propre définition d'une station de terrain, avec d'ailleurs beaucoup de prudence. Le fait est que cette définition reste très discutable, au moins parce qu'elle ne prend pas en compte la notion de proximité du site d'étude par rapport au laboratoire et au lieu de séjour. Les auteurs ajoutent à la confusion en voyant dans la terminologie "station de terrain" un véritable concept, ce qui est peut-être exagéré, et en introduisant une nouvelle structure à mi-chemin entre le laboratoire classique et la station de terrain, à savoir le laboratoire de terrain intermédiaire! Par ailleurs, on comprend mal la comparaison entre les locaux vastes de la station de Roscoff (Finistère) et les carbets de la station des Nouragues (forêt guyanaise) ? Les auteurs auraient pu s'interroger sur ce qu'il y a de différent entre une station située à proximité du terrain et une station installée au coeur même du milieu étudié. Ils présentent les Nouragues comme la station d'un laboratoire CNRS sans mur, qui plus est à Paris, alors que dans la fiche 3, ils la rattachent, à juste titre, au Laboratoire d'Écologie Générale à Brunoy. Si d'une manière générale, l'ouvrage est très bien construit, il n'en est pas pour autant facile à déchiffrer, et ce malgré le mode d'emploi. Par exemple, dans la première partie, chaque type d'analyse est associé à la lettre N et à un nombre dont on ne voit pas vraiment la signification. Par ailleurs, mais ceci n'est le fait des auteurs, l'intitulé des programmes laisse quelque fois pantois. Par exemple, fiche 8B, le programme de l'URA 716 CNRS dirigée par P. NIVAL à Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes) s'intitule "Point B", ce qui est pour le moins obscure pour les non initiés. Enfin, il semble que l'inventaire des stations de terrain ne soit pas complet. En effet, on peut se demander pourquoi le Laboratoire de Biologie Végétale de l'Université Paris VII à Fontainebleau, qui présente semble-t-il tous les critères, n'a pas été répertorié parmi les stations de terrain ? L'ouvrage est donc quelquefois confus, mais toujours intéressant. Espérons que ces remarques, constructives, seront utiles aux auteurs.

L. PALKA

COLLOQUE

« 47EME SYMPOSIUM INTERNATIONAL DE PHYTOPHARMACIE ET DE PHYTIATRIE»

Faculté des Sciences Agronomiques
et Biologiques Appliquées
Université de Gand (Belgique)
Mardi 9 mai 1995

Différents sujets seront traités : Insecticides, Nématologie, Pédozoologie, Médiateurs chmiques ; Fongicides, Phytopathologie, Phytovirologie, Phytobactériologie ; Herbicides, Herbologie, Régulateurs de Croissance des plantes ; Lutte biologique et intégrée ; Résidus, Toxicologie, Formulations, Techniques d'application.

Le recueil des résumés des communications sera mis à la disposition des participants en Anglais.

Les comptes-rendus seront publiés dans les *"Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent"*.

Toute correspondance est à adresser à :

Dr L. TIRRY
Faculté des Sciences Agronomiques et Biologiques Appliquées,
Coupure Links 653 B-9000 Gent (Belgique)
Tél. 32 09 264 61 52
Fax. 32 09 264 62 39
ou 32 09 264 62 49

Ce numéro du Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société Française d'Écologie

Imprimé en France : Louis Jean 05003 Gap
Dépôt légal : 118 — Février 1995

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence:
- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37: 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1: 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw or Illustrator can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence: Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

2 0 FEV. 1995

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
- Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

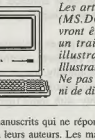
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 de type HD.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Ecologie
France & C.E.E	200,00 F	450,00 F
Etranger hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiairer étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1995 à Ecologie Vol. 26 (1) au Vol. 26 (4)

Numéro de Commission Paritaire : 59062

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
Etranger hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
Etranger hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE: remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
Etranger hors CEE	486,00 F		486,00 F

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.

SOMMAIRE

CONTENTS

ÉCOLOGIE

— TOME 25 - N° 3 —
Septembre 1994

DROUIN J.-M.– Histoire et écologie végétale : les origines du concept de succession 147

BRUGIAPAGLIA E. & BARBERO M.– Variation de la limite subalpin/alpin depuis la période Atlantique sur le plateau de Taillefer (Isère, France) 157

FOURNIER A.– Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudaniennes pâturées. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso) 173

HOFF M.– Biodiversité floristique d'un bassin fluvial tropical : le Sinnamary (Guyane Française) 189

Résumé de thèse 201

Analyses d'ouvrages 203

DROUIN J.-M.– The emergence of the succession concept 147

BRUGIAPAGLIA E. & BARBERO M.– Variation of the subalpine/alpine limit on the Taillefer plateau (Isère, France) since the Atlantic period 157

FOURNIER A.– Seasonal cycle and net primary production of herbaceous vegetation in grazed Sudanian savannas. The fallows of Bondoukuy region (Burkina Faso) 173

HOFF M.– Floristic biodiversity in a tropical river basin : the Sinnamary (French Guiana) . 189

Thesis review 201

Books reviews 203